INSTITUT ROYAL DES SCIENCES NATURELLES DE BELGIQUE

MÉMOIRES

DEUXIÈME SÉRIE, FASC. 53

KONINKLIJK BELGISCH INSTITUUT VOOR NATUURWETENSCHAPPEN

VERHANDELINGEN

TWEEDE REEKS, DEEL 53

RECHERCHES

SUR LES

FOSSÉS LATÉRAUX DE L'ELBE

SOUMIS À L'INFLUENCE DES MARÉES

PAR

Boris KONIETZKO

Licencié en Sciences biologiques,

Collaborateur à l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique.

(AVEC 3 PLANCHES HORS TEXTE.)

BRUXELLES

INSTITUT ROYAL DES SCIENCES NATURELLES DE BELGIQUE

Rue Vautier, 31

1954

Distribué le 31 décembre 1954.

BRUSSEL

KONINKLIJK BELGISCH INSTITUUT VOOR NATUURWETENSCHAPPEN

Vautierstraat, 31

1954

Uitgedeeld de 31e December 1954.

P 4086

INTRODUCTION

La biologie de l'estuaire des fleuves révèle plusieurs particularités écologiques qui sont conditionnées par la différenciation de ces régions en zone d'eau douce, en zone d'eau saumâtre et en zone maritime, et par l'influence des marées. La partie de l'Elbe située en aval de Hambourg nous fournit un exemple typique de ces particularités. L'étude de cette région de l'Elbe (Elbe inférieure) relève du domaine du département hydrobiologique du « Zoologisches Staatsinstitut und Museum » de Hambourg, sous la direction de M. le Prof[r] H. CASPERS.

Les recherches que j'ai entreprises sur les fossés latéraux de l'Elbe soumis à l'influence des marées sont donc en relation avec celles que H. CASPERS (1948, 1949 a-b, 1951) poursuit depuis bientôt dix ans et qui concernent la biologie de l'Elbe inférieure toute entière. Ses recherches sur la zone des estuaires, encore inédites jusqu'à présent, sauf une conférence faite en 1948 et publiée par la suite, sont celles qui se rapprochent le plus du domaine de mes propres travaux. Il m'a aimablement permis de consulter le manuscrit de la publication qu'il prépare en ce moment sur l'ensemble de ses recherches relatives à l'Elbe inférieure.

Je tiens à exprimer ici ma profonde gratitude envers M. le Prof[r] H. CASPERS, qui éveilla en moi l'intérêt et l'enthousiasme pour cette branche et qui fut toujours pour moi un conseiller de grande valeur; envers M. le Prof[r] B. KLATT, Directeur du « Zoologisches Staatsinstitut und Museum » de Hambourg, qui mit aimablement à ma disposition les moyens de recherches qu'offre son Institut; envers MM. les Prof[rs] A. THIENEMANN et F. LENZ et M. le D[r] K. STRENZKE, de la Station Hydrobiologique de Plön, pour leurs encouragements, leurs conseils et pour l'amabilité avec laquelle ils voulurent bien déterminer les larves de Chironomides; enfin, envers tous ceux qui me conseillèrent et m'assistèrent. Je songe notamment à M. le Prof[r] W. MEVIUS, Directeur du « Staatsinstitut für Allgemeine Botanik »; à M. le D[r] H. WEIDNER, Directeur du département de l'entomologie; à M. le Prof[r] E. DEGNER, Directeur du département malacologique; à M[lle] le D[r] E. MOHR, Directrice du département des Vertébrés; à M. le D[r] A. PANNING, Directeur du département des Crustacés, dépendant tous du « Zoologisches Staats-

institut und Museum » de Hambourg; à M. le Prof[r] W. SCHNAKENBECK, Directeur de « l'Instituut für Seefischerei »; à M. le D[r] A. VON BRANDT, Directeur de l'«Institut für Netz-und Materiaalforschung »; à M. le D[r] E. MANSHARD; à MM. les D[rs] F. KÖTTER, K. KALLE, H. KÜHL, E. WAGNER et P. JACOBI.

Je tiens également à exprimer ma profonde gratitude envers M. le Prof[r] V. VAN STRAELEN, Directeur de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique; envers M. le D[r] E. LELOUP, Directeur de laboratoire, Chef de la section des Invertébrés Récents de l'Institut, et envers M. L. VAN MEEL, Assistant, pour la bienveillance et la compréhension qu'ils m'ont témoignées, ainsi que pour la possibilité qu'ils m'ont donnée de publier mon travail dans les « Mémoires » de l'Institut.

RECHERCHES

SUR

LES FOSSÉS DE L'ELBE

SOUMIS À L'INFLUENCE DES MARÉES

I. — MÉTHODE DE TRAVAIL.

Les recherches sur le terrain même ont été effectuées principalement au cours des mois d'août. septembre et octobre 1950. En 1951, j'ai refait une deuxième fois quelques-unes des recherches, afin de contrôler les résultats obtenus l'année précédente. Tous les échantillons ont été pris à marée basse avec une sonde E. A. Birge-Sv. Ekman, ayant une surface de base de 14,5 × 14,5 cm et pourvue d'un manche. Ils furent tamisés sur place à l'aide d'un tamis en gaze de bronze; ayant 0,25 mm d'ouverture des mailles. Les résidus du tamis furent immédiatement mis en bouteilles et conservés au formol (concentration finale : 4 %). La teneur en oxygène a été déterminée d'après la méthode L. W. Winkler (1914). La détermination de la concentration en ions H (pH) a été faite au moyen de l'indicateur universel et de l'échelle de comparaison, suivant R. Czensny. La concentration en ions Cl′ a été titrée à l'aide d'une solution de nitrate d'argent suivant la méthode de F. Mohr. J'ai prélevé dans la plupart des fossés examinés des échantillons de vase que j'ai ensuite séchés afin d'en déterminer plus tard la grosseur des grains, ce qui fut fait avec l'appareil à lévigation [d'après J. Kopecky (1901), amélioré par G. Krauss], appartenant au « Staatsinstitut für Allgemeine Botanik » de Hambourg. Le triage et la numérotation des échantillons furent effectués en délayant dans l'eau le contenu des bouteilles conservé au formol. Déjà, sur place, j'avais prélevé sur chaque sondage un certain nombre de Tubificides, conservés immédiatement dans le liquide de Bouin, afin de pouvoir plus tard en déterminer l'espèce au moyen de coupes microtomiques. Tous les fossés explorés sont indiqués sur la carte de l'Elbe (fig. 31).

II. — RÉGION EXPLORÉE.

La région explorée s'étend de la zone d'eau douce (c'est-à-dire de Neuenfelde, « Elb-km 633 », à Glückstadt, « Elb-km 675 », comprenant la « Wischhafener Süderelbe »), en passant par la zone oligohaline (c'est-à-dire de Glückstadt à Freiburg, a. d. Elbe, « Elb-km 683 », englobant les deux premiers kilomètres de la rivière Stör) et la zone mésohaline (c'est-à-dire de Freiburg à Cuxhaven) jusqu'à la frontière de la zone polyhaline (c'est-à-dire à hauteur de Friedriechse Koog, situé dans la partie Nord de l'estuaire de l'Elbe).

Des échantillons furent prélevés à 120 endroits, dans 41 fossés qui, à l'exception de deux d'entre eux, sont situés entre le fleuve et la digue et soumis ainsi à l'influence directe des marées. L'amplitude des marées oscille dans cette région entre 2 et 3 m. La plupart de ces fossés servent au drainage ou à l'irrigation des schorres situés devant la digue. Quelques-uns seulement sont utilisés comme havres par de petits bateaux.

Afin de mieux pouvoir mettre en lumière les caractéristiques de la région explorée, il faut d'abord examiner brièvement la formation de ce pays marécageux. Celui-ci est entièrement situé dans le lit primitif de l'Elbe, qui fut à l'origine creusé dans des sédiments quaternaires. Plus tard, les deux dernières glaciations y provoquèrent une accumulation graduelle de galets et de sable très grossiers. Après la fonte des glaces, la force véhiculaire des eaux diminua et des sables fins purent ainsi se déposer. Ils furent ensuite recouverts d'une vase provenant de cours d'eau envasés et de lacs d'eau douce. Dans la partie supérieure de la région explorée se forma une forêt à caractère marécageux, tandis que les parties basses se transformèrent en marécage. Le niveau de la mer et celui de la nappe souterraine s'élevèrent au cours de la période postglaciaire (transgression flandrienne), de sorte que la région soumise à l'influence des marées fut recouverte de vase argileuse sur laquelle, en amont de l'Elbe, se développa également une forêt de type marécageux, tandis qu'en aval du fleuve, seule une ceinture de roseaux put croître. La tourbe de roseaux qu'on trouve de nos jours à Kehdingen témoigne de l'existence passée de cette ceinture. Dans cette région, encore très souvent envahie par les eaux, celles-ci, en se retirant, creusent, par érosion, des fossés. Dans leur vase se sont jadis déposées des coquilles qu'on retrouve aujourd'hui dans les environs d'Ottendorf, notamment. Cette situation se maintint jusqu'à ce que les régions marécageuses fussent endiguées. On ne la retrouve plus aujourd'hui que dans la partie située en dehors de la digue et où, de plus, on n'a pas encore construit d'ouvrage de consolidation des rives, ni de fossés de drainage ou d'irrigation.

III. — CLASSIFICATION PHYSIOGRAPHIQUE ET SITUATION GÉOGRAPHIQUE DES FOSSÉS EXAMINÉS.

La classification physiographique des fossés, à laquelle ce chapitre est consacré, a été établie d'après les critères suivants : impression générale, but du fossé, situation des eaux aux points de vue niveau et courant, et enfin salinité. Il n'a pas été tenu compte de la situation géographique des fossés, ni de leurs conditions biologiques.

Les signes servant à la classification ont été choisis de telle manière que les majuscules de A à H désignent le type auquel le fossé appartient, les chiffres arabes indiquent le fossé lui-même, les lettres minuscules désignent la zone hydrographique dans laquelle le fossé se trouve : d = région d'eau douce, o = zone oligohaline, m = zone mésohaline, p = zone polyhaline.

Huit types de fossés ont donc été établis.

Type A.

Ce sont des fossés longs et étroits qui s'élargissent lentement et se terminent par une embouchure en forme d'entonnoir. Ils ne sont jamais ou très rarement travaillés par l'homme (dragués). La vitesse du courant augmentant considérablement avec le reflux, les petites particules de vase sont entraînées avec lui, de sorte qu'il ne reste plus au fond du fossé que le sol argileux couvert de sable. Dans la plupart des cas, la végétation est constituée près de l'embouchure par *Glyceria maxima* HARTMANN et *Scirpus maritimus* LINNÉ, en amont par une ceinture étroite de *Phragmites communis* TRINIUS; ensuite vient une zone où domine *Typha*, qui peut aussi prendre pied au milieu du fossé. L'amplitude des marées oscille, dans ces fossés, entre 1,5 m et 2 m.

A 8 d Krautsand, Wischhafener Süderelbe (photos Pl. I; 1, 2, 3, 4; Pl. III, 3).
A 9 o Freiburg, Schallenpriel (Elb-km 683).
A 10 o Freiburg (Elb-km 682) (photos Pl. III, 2, 4).
A 14 m Krummdeicher-Loch (Elb-km 691,5).
A 15 m Belumer-Deich, sur l'Oste.
A 16 m Balje (Elb-km 696,5) (photos Pl. II, 3, 4).
A 23 o Borsfleth-Wewelsfleth, sur le Stör.
A 24 o Glückstadt, au Nord du port (Elb-km 675).
A 25 m Krummdeich, Neuhof-Gut (Elb-km 688).
A 27 d Herrenfeld, près de Glückstadt (Elb-km 672).
A 29 d Kl. Ritt, à l'embouchure du Krückau.
A 35 d Fossé latéral du Pinnau.
A 37 d Neuenfelde, briqueterie (Elb-km 633,5).
A 41 d Hetlinger Binnenelbe, fossé latéral (Elb-km 650).

Type B.

Ce sont de grands et larges fossés tortueux, aux rives concaves creusées de façon régulière par l'érosion, et qui ne sont presque jamais consolidées, sauf près de l'embouchure, où l'on a souvent élevé des murs et des môles qui empêchent la formation de la vase. Le sol des rives concaves, dur et argileux, est dépourvu de végétation au-dessous de la ligne qu'atteint normalement le flux; tandis que les rives convexes, ayant un sol mou et vaseux, sont généralement couvertes de roseaux ou de *Scirpus maritimus* LINNÉ; *Glyceria maxima* HARTMANN et *Phalaris arundinacea* LINNÉ croissent sur les parties supérieures des rives.

L'amplitude des marées, dans ce type, oscille de 2 m à 2,25 m.

B 7 d Barnkruger-Loch (Elb-km 663,5).
B 19 m Neufeld, port (Elb-km 705) (photo Pl. III, 1).
B 20 m Büttel, port (Elb-km 690).
B 21 m St. Margarethen, port (Elb-km 689).
B 28 d Gr. Ritt, embouchure de la Krückau.
B 33 d Hauschild-Hafen, Dwarsloch (Elb-km 653,5).
B 34 d Haseldorf, port, Haseldorfer Binnenelbe.
B 36 d Eschritt, embouchure de la Pinnau.
B 38 d Neuenfelde, port (Elb-km 633).

Type C.

C'est celui qu'on rencontre devant la digue du côté de la mer du Nord, drainant les prés salés. Il est peu profond, le courant et l'amplitude des marées y sont faibles (environ 50 cm), car devant la côte s'étend un bas-fond qui n'est recouvert d'eau qu'à marée montante (WATT). La végétation des rives se compose de *Festuca rubra* LINNÉ, *littoralis* WEBER, de *Salicornia herbacea* LINNÉ et d'*Aster tripolium* LINNÉ.

C 18 p Dicksanderkoog, Neulandhalle.

Type D.

Les fossés de ce genre sont semblables à ceux du type A, mais sont soumis à une moins grande amplitude de marées (environ 50 à 100 cm), car leur embouchure est barrée par un banc de sable alluvionnaire qui doit auparavant être immergé par la marée montante. Près de l'embouchure, le sol est très sablonneux et peu peuplé. L'osier y pousse souvent le long des rives, dont la partie inférieure porte une végétation de *Phragmites communis* TRINIUS, de *Glyceria maxima* HARTMANN et de *Typha angustifolia* LINNÉ.

D 30 d Kollmar, Kohlengraben (Elb-km 663).
D 31 d Hetlinger-Schanze, Gr. Bauernloch (Elb-km 650).
D 32 d Hetlinger-Schanze, Kl. Bauernloch (Elb-km 651).

Type E.

Ils ne sont pas, ou très peu, soumis à l'influence des marées, car leur embouchure est complètement barrée par des bancs de sable ou de sol argileux qui se sont amoncelés entre les *Scirpus maritimus* LINNÉ, formant des colonies à ces endroits. Un échange d'eau ne peut avoir lieu que lors de marées anormales (marées de vives eaux et hautes marées poussées par la tempête). Les fossés de ce type, situés dans la région des eaux saumâtres, contiennent, par suite de l'évaporation, une eau d'un degré de salinité toujours plus élevé que les fossés normaux de la même région. Cf. H. KÜHL et H. MANN (1951). La végétation du schorre consiste ici en *Festuca rubra* LINNÉ, *littoralis* WEBER et *Aster tripolium* LINNÉ, et, dans l'eau des fossés, on trouve *Potamogeton filiformis* PERSOON ou *Glyceria fluitans* R. BR. Dans la zone d'eau douce, on trouve *Glyceria maxima* HARTMANN, *Caltha palustris* LINNÉ, *Ranunculus sceleratus* LINNÉ et de petites espèces de *Scirpus* (voir liste des plantes récoltées).

E 11 m Belumer-Schanze, à l'Est du phare (Elb-km 708).
E 12 m Belumer-Schanze, 1,5 km en aval du phare (Elb-km 709,5).
E 13 m Belumer-Schanze, 1,7 km en aval du phare (Elb-km 710).
E 40 d Neuenschleuse, fossé latéral du port (Elb-km 642,5).

Type F.

Ce sont de petits fossés situés dans de grandes étendues de vase immergées à marée haute. Dans la zone d'eau douce, ces étendues sont couvertes d'une végétation composée uniquement de *Typha latifolia* LINNÉ, tandis que dans la zone d'eaux saumâtres, il semble bien que seul *Scirpus maritimus* LINNÉ y croisse.

F 17 m Belumerdeich, embouchure de l'Oste (photos E et F).
F 39 d Gründeich, près de Lühe (Mojenhörn) (Elb-km 647).

Type G.

Ce sont des fossés d'écoulement qui sont séparés de l'Hinterland par une écluse construite dans la digue. Les portes de l'écluse s'ouvrent automatiquement lors de la marée descendante et laissent s'écouler très rapidement les eaux accumulées. Dans les courbes, on peut voir de fort belles rives concaves et convexes. La végétation s'y compose de *Phragmites communis* TRINIUS et de *Glyceria maxima* HARTMANN.

G 22 o Ivenfleth, sur la Stör.

Type H.

Ce sont des havres artificiels dont les bassins larges et profonds servent au chargement des bateaux des briqueteries. Les rives sont tantôt consolidées, tantôt abruptes et érodées. Un fossé d'écoulement débouche souvent au fond du bassin. Il ne peut être question, dans aucun des deux cas examinés, d'une végétation

typique. J'y ai trouvé *Scirpus maritimus* LINNÉ, *Glyceria maxima* HARTMANN, *Roripa Nasturtium-aquaticum* HAY, *Scirpus lacustris* LINNÉ et *Scirpus Tabernaemontani* GMEL.

H 6 d Barnkrug, port de la briqueterie (Elb-km 662,5).
H 26 o Allwörden, port de la briqueterie (Elb-km 679).

IV. — FACTEURS ABIOTIQUES.

a) Le fond.

J'ai trouvé, dans la plupart des endroits de la région examinée, un fond vaseux (Photos Pl. I, 1, 2, 3; Pl. III, 1, 2, 4) plus ou moins mélangé, dans quelques cas, à du sable alluvionnaire dû aux conditions spéciales du courant. Le plus souvent, les parties des fossés situées en amont possédaient un fond argileux mélangé à des racines de plantes mortes et autres détritus végétaux. Dans la vase molle, il n'y a pour ainsi dire que de fins débris de plantes, qui, à l'examen granulométrique, se rangent dans la fraction « > 0,2 mm ».

Dans tous ces examens, la fraction comprenait de 2 à 22 % du total. Le fond de quelques fossés est parsemé de morceaux de briques qui y échouèrent au cours des temps et dont quelques-uns sont couverts de vase, tandis que d'autres, gisant sur un fond dur argileux, sont restés à nu et offrent ainsi un point d'attache aux algues et hydrozoaires (*Vaucheria*, *Enteromorpha* et *Cordylophora*).

La quantité de vase qui se dépose dans le fossé est très variable et dépend étroitement du courant dans le fossé lui-même et devant son embouchure, tout comme l'état du fond d'ailleurs. C'est ici en effet qu'on peut observer le plus grand amas de vase. Sur l'île de Krautsand (A 8 d), par exemple, j'ai trouvé une épaisseur de vase molle dépassant 80 cm. Ce phénomène s'explique par le fait qu'à cet endroit le fossé, par rapport à la quantité d'eau qu'il charrie, est beaucoup plus large et plus profond que les parties situées en amont, de sorte que la vitesse du courant diminue fortement lors de la marée descendante. F. KÖTTER (1951) indique en eaux tranquilles (« Bauhafen Pagensand », port qui correspond à mon type H) un dépôt annuel de 5 m d'épaisseur; H. NIENBURG et E. KOLUMBE (1931) estiment de 0,33 gr à 0,5 gr la quantité de vase qui se dépose à chaque marée sur une surface de 100 m²; ces observations concernent le « Neufelder Watt », qui correspond à mon fossé B 19 m. Ce phénomène de dépôt de la vase est particulièrement apparent sur les feuilles des plantes dicotylées des berges, qui en sont souvent fortement imprégnées et sont par là condamnées à périr.

W. NIENBURG et E. KOLUMBE (1931), et déjà FR. SCHUCHT (1904), indiquent la quantité de matières en suspension susceptibles de se sédimenter. Les premiers obtiennent devant les petites falaises érodées par les vagues une teneur de 0,038 gr à 250 gr par litre, ceci en fonction directe du mouvement des vagues. A marée

montante, ces valeurs sont applicables aux fossés situés derrière des côtes semblables. Fr. Schucht (1904), mentionne pour des eaux tranquilles colonisées par des bancs de roseaux un contenu de 0,10 gr à 10,94 gr pour 100 litres d'eau.

Les graphiques figures 1, 2 et 3 (p. 13*bis*), qui rendent compte de la répartition de la grosseur des grains, aideront à comprendre l'état physique de la vase. La détermination du poids perdu lors de la combustion dans un four à haute température n'a, pour des raisons techniques, été effectuée que pour les fractions

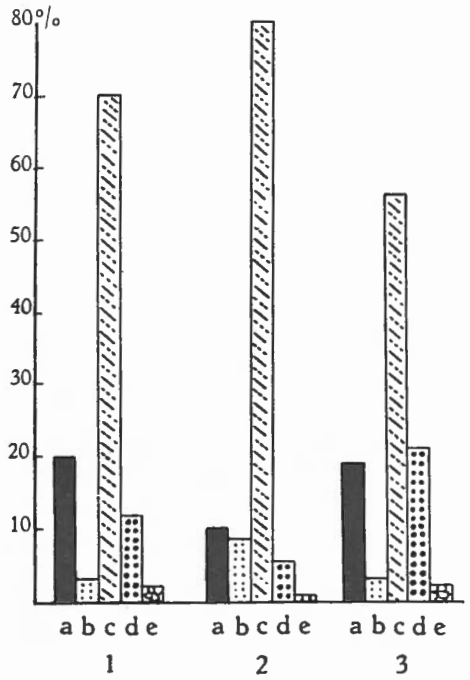


Fig. 1. — Belumer-Deich A 15 m
Fig. 2. — Belumer-Deich F 17 m
Fig. 3. — Dicksanderkoog C 18 p

Répartition granulométrique dans le fond vaseux. Chaque colonne représente une fraction.
a = < 0,02 mm; b = 0,02 à 0,05 mm; c = 0,05 à 0,1 mm; d = 0,1 à 0,2 mm; e = > 0,2 mm.

des échantillons de la catégorie A 8 d et ne donne naturellement, à cause du contenu en carbonate de calcium, qu'une idée très vague de la quantité véritable de substances organiques contenue dans la vase (cf. fig. 29, p. 54). Les valeurs obtenues se situent entre 8 et 25 %.

Bien que les échantillons proviennent de zones aussi différentes que les zones mésohaline et polyhaline, on est étonné de la similitude de leur composition. A 15 m est un fossé normal du type A situé entre les prairies s'étendant devant la digue près de Belumer-Schanze; F 17 m est situé au milieu d'un large banc de *Scirpus maritimus* Linné à l'embouchure de l'Oste et est normalement

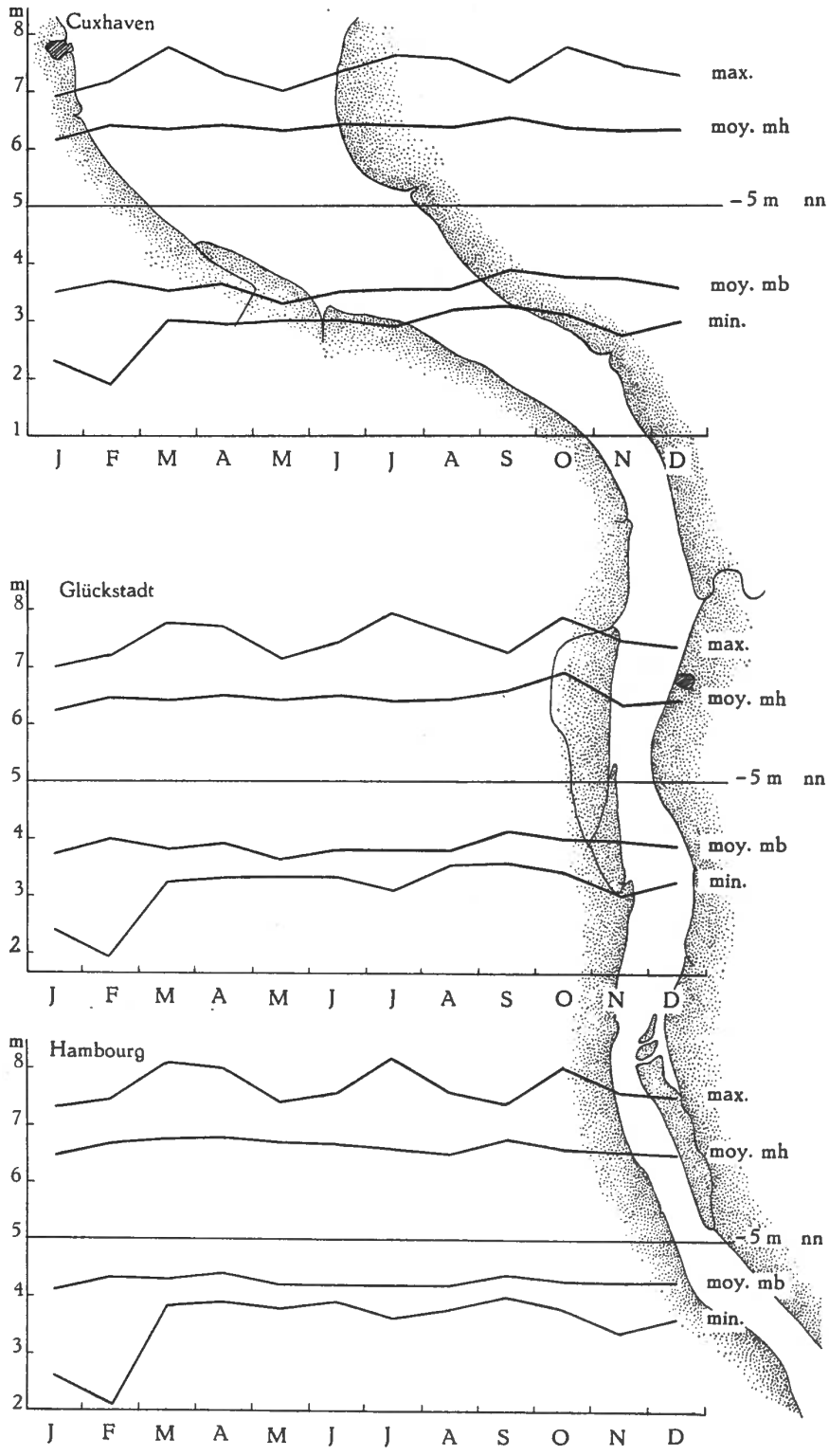


FIG. 4. — Maxima, minima et moyennes des marées hautes et basses de l'Elbe à Cuxhaven, Glückstadt et Hambourg en 1950.

immergé à marée haute; C 18 p se trouve devant la digue à la côte de la mer du Nord, au milieu de prairies de schorres. E. MANSHARD (1948) constate, par l'analyse de vase pure, les pourcentages suivants (tableau) :

Échantillon n°	> 0,25 mm	< 0,25 mm	Particules lavables	$CaCO_3$	N total	Humus
1	± 2 %	ca 86 %	12 %	4,57 %	0,58 %	7,94 %
2	± 2 %	ca 71 %	27 %	6,43 %	0,60 %	4,27 %
3	± 2 %	93 %	5 %	4,08 %	0,41 %	5,78 %
4	2 %	40 %	58 %	4,95 %	0,97 %	8,34 %
5	57 %	33 %	10 %	—	0,35 %	0,99 %
6	74 %	20 %	6 %	—	—	0,33 %

et des traces d'éléments de phosphore et de potasse.

La vase contient souvent, en particulier dans les profondeurs dépassant 10 cm, une forte quantité de sulfure de fer perceptible par la couleur noire des couches inférieures de la vase et les bulles d'hydrogène sulfuré qui se dégagent lorsqu'on la piétine. Pendant la dessiccation, cette vase dégage de l'anhydride sulfureux reconnaissable à son odeur piquante.

Pour les questions concernant la vase en général, il y a intérêt à consulter J. BOURCART et C. FRANCIS-BŒUF (1942) et J. BOURCART (1942).

b) **Régime des eaux.**

Le niveau des eaux dans les fossés dépend en premier lieu du niveau topographique, en second lieu de l'étiage des eaux du fleuve principal lui-même. La situation normale de ce dernier est indiquée par les diagrammes (fig. 4, 5, 6) qui ont été établis d'après les observations de la « Wasserstrassendirektion » de Hambourg. Le niveau normal à marée basse correspond à la marque fluviométrique de —5 m NN Amsterdam.

Les marées de vive eau (syzygie) et les hautes marées accompagnées de tempête augmentent fortement le niveau de l'eau, de sorte qu'une grande partie de la région s'étendant devant la digue (schorre) est alors inondée; ceci a lieu surtout en automne et au printemps. Un vent d'Est persistant abaisse par contre le niveau des marées. J'ai pu, au cours de mes recherches, observer plusieurs inondations. De telles circonstances influencent aussi la salinité de l'eau : un vent d'Est l'adoucit, tandis qu'une tempête d'Ouest l'accroît. L'amplitude normale des marées est de 2,80 m près d'Ottendorf (12 km de Cuxhaven) et de 2,40 m près de Hetlinger, Schanze (20 km en aval de Hambourg)

Au cours des recherches, je me suis surtout attaché à l'observation des périodes pendant lesquelles la vase était mise à sec. Afin d'éclaircir cette question, j'ai mesuré avec précision certains fossés, j'ai relevé les périodes au cours desquelles certains points étaient mis à sec et j'ai reporté mes observations sur deux profils (fig. 7, 8).

Ces conditions ont naturellement une importance très grande pour le peuplement du fond vaseux, étant donné que seuls des animaux aquatiques tels que les Tubificides (G. ALSTERBERG, 1922), les *Corophium* (C. WESERBERG-LUND,

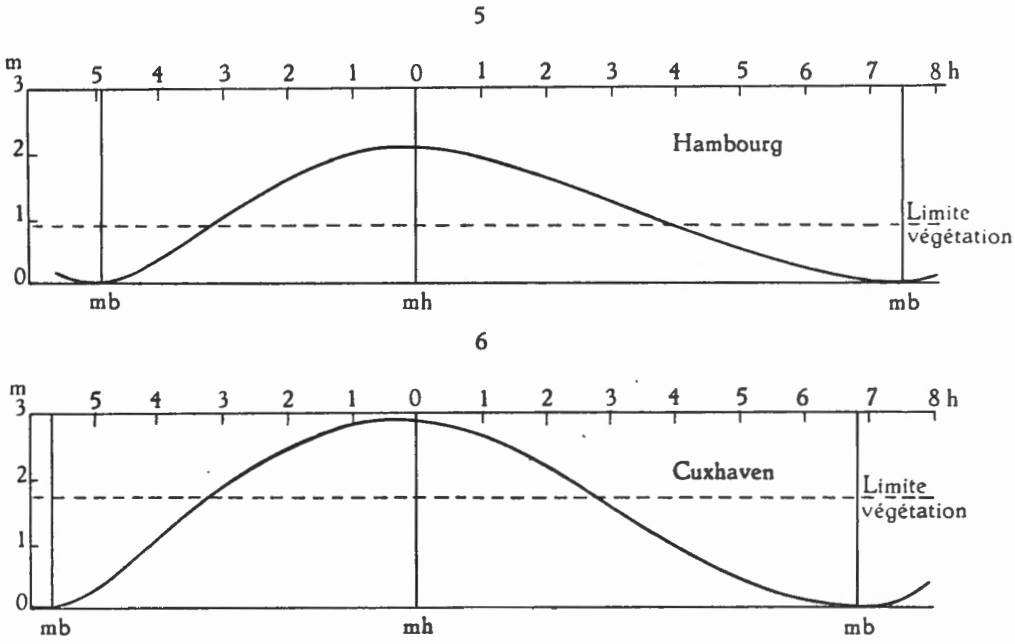


FIG. 5 et 6. — Courbe des marées normales pour Hambourg et Cuxhaven. mb = marée basse; mh = marée haute; ---- = limite de la végétation (d'après FR. KÖTTER, 1951).

1939), les Néréidiens (PH. DALES, 1950); les Pisidies (G. ALSTERBERG, 1922) et les *Macoma* (H. MANN, 1951) sont capables de trouver l'humidité et l'oxygène nécessaires à la respiration dans une vase mise temporairement à sec (d'après A. REMANE 1940, « Vertikal-Migranten » ou « Resistente »), tandis que d'autres animaux qui ne peuvent s'enterrer dans la vase sont exposés à périr lors d'une période de sécheresse, même brève (« Horizontal-Migranten »). Il est peu de plantes, à part les plantes hydrophytes, qui soient capables de supporter une période prolongée de submersion. C'est pourquoi la limite de la végétation est toujours tracée de telle sorte que les végétaux supérieurs sont situés à un endroit qui leur garantit une période minimum de sécheresse (cf. fig. 5, 6, p. 14). De plus, dans les parties

les plus profondes du fossé, le courant est tellement rapide, qu'il s'oppose en général à tout peuplement par des végétaux supérieurs.

La vitesse du courant dans les fossés est très variable. Je n'ai pu en faire de mesures exactes, mais j'ai cependant pu observer des vitesses dépassant 1 mètre-seconde.

La vitesse du courant dans les eaux navigables de l'Elbe près de Cuxhaven est de 4 nœuds par marée descendante et de 1 à 3 nœuds par marée montante. Elle est plus élevée près des môles et autres constructions rétrécissant la partie

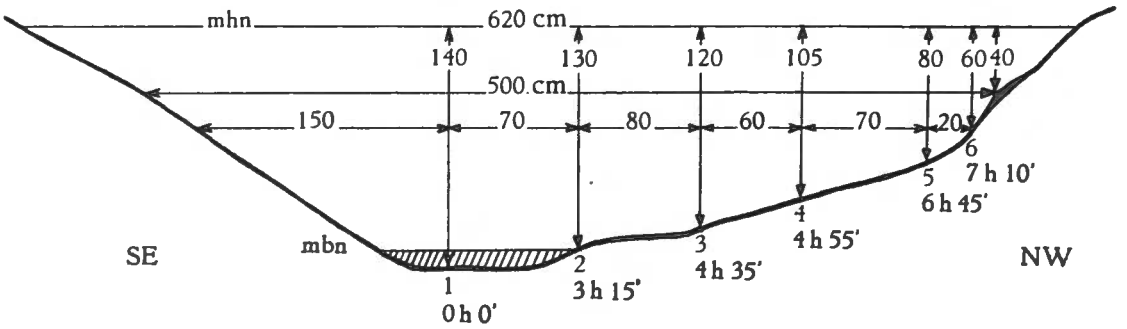


FIG. 7. — Krautsand A 8 d, le 15 août 1950, 12 h, à marée basse.

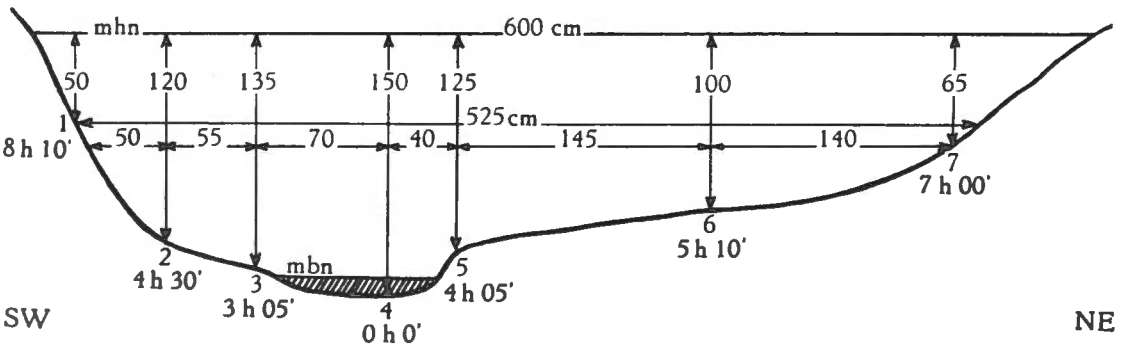


FIG. 8. — Freiburg A 10 o, le 21 août 1950, 14 h 30, à marée basse.

FIG. 7 et 8. — Profils des fossés A 8 d et A 10 o avec dimensions et périodes de mise à sec pour les différents niveaux (dimensions exprimées en cm, heures et minutes). mhn = marée haute normale; mbn = marée basse normale.

navigable, tandis qu'elle est moindre près des rives et des bancs de sable. Le débit journalier de l'Elbe en amont de Hambourg présentait comme moyenne mensuelle pour les années 1932-1935 (d'après H. ROY, 1937) :

	m³/jour		m³/jour
Janvier	50.000.000	Juillet	30.000.000
Février	50.000.000	Août	20.000.000
Mars	60.000.000	Septembre	20.000.000
Avril	60.000.000	Octobre	20.000.000
Mai	40.000.000	Novembre	35.000.000
Juin	40.000.000	Décembre	40.000.000

c) La chimie.

Oxygène. — L'oxygène dissous dans l'eau provient surtout de l'air, l'équilibre dépendant de la température, de la pression atmosphérique et du mouvement de l'eau. Dans la région de l'Elbe, que j'ai eu l'occasion d'étudier, la teneur en O_2 varie peu, sauf dans les régions suivantes, où se produit un déficit dû à la pollution par les égouts et les eaux industrielles (zone d'autopurification, fig. 9, p. 17). Un tel déficit, occasionné à hauteur du port de Hambourg (Elb-km 623) par les égouts de la ville [K. Jaegers (1951) indique un maximum de 500,000 m^3 par jour], est déjà comblé à hauteur de Twielenfleth (Elb-km 652) grâce à l'autopurification effectuée par les facteurs biologiques. On trouve un deuxième déficit aux environs de l'embouchure de la Krückau, causé par les eaux industrielles des tanneries d'Elmshorn et qui se maintient près de la rive droite jusqu'aux environs de Glückstadt. J'ai pu constater que, dans l'Elbe, la teneur en oxygène augmente avec la salinité. Ceci se trouve en contradiction avec les observations que W. Conrad (1941) a faites pour les eaux saumâtres de l'Escaut. Dans la région des eaux douces, la teneur en oxygène atteignait 70 % à 80 % de la saturation, tandis que dans la zone mésohaline, elle atteignait, sans exception, plus de 80 % (voir le tableau suivant) :

Date	Fossé	Marée	O_2 diss. mg/l	Temp. °C	°/₀₀ Cl moy.	% de la saturation en O_2
9.VIII.1950	B 7 d	Mb	7,10	21,0	0,3	78,71
15.VIII.1950	A 8 d	Mh	6,80	20,5	0,3	74,72
15.VIII.1950	A 8 d	Mb	7,50	17,2	0,3	78,10
24.VIII.1950	A 14 m	Mh	7,70	20,0	3–4	83,78
23.VIII.1950	A 15 m	Mb	7,84	17,6	6–7	80,29
31.VIII.1950	A 16 m	Mb	7,80	18,2	5–6	84,32

J'ai constaté dans les fossés du type E, près d'Otterndorf, une sursaturation en oxygène, un degré de salinité dépassant celui de la région en général et une végétation subaquatique composée de *Glyceria fluitans* (R. Br.) ou de *Potamogeton filiformis* (Persoon) que je n'ai rencontrés nulle part ailleurs.

pH. — Dans les zones à eau douce, le pH est de 7,0 à 7,5. Il augmente à mesure qu'on descend le cours de l'Elbe, pour atteindre 8,2 à Cuxhaven.

Les observations de Fr. Kötter (1951) confirment les miennes. Dans les fossés que j'ai observés, le pH ne subit aucun changement remarquable au cours de la journée, ainsi qu'il s'en produit dans les eaux riches en plantes subaquatiques, par suite de l'assimilation et de la température.

Calcium. — La quantité de calcium, qui est de 100 à 150 mg/l dans l'eau de l'Elbe, près de Hambourg, s'élève, d'après H. LÜNEBURG (1937), à 400 mg et davantage par litre entre Brunsbüttel et Cuxhaven.

Phosphates. — Le contenu en phosphate (PO_4'''), qui est, d'après H. LÜNEBURG (1937), de 30 à 50 mg par m^3, est, suivant les recherches de l'«Institut für Binnen-und Küstenfischerei » de Hambourg (H. KÜHL et H. MANN), soumis à de fortes oscillations (fig. 9).

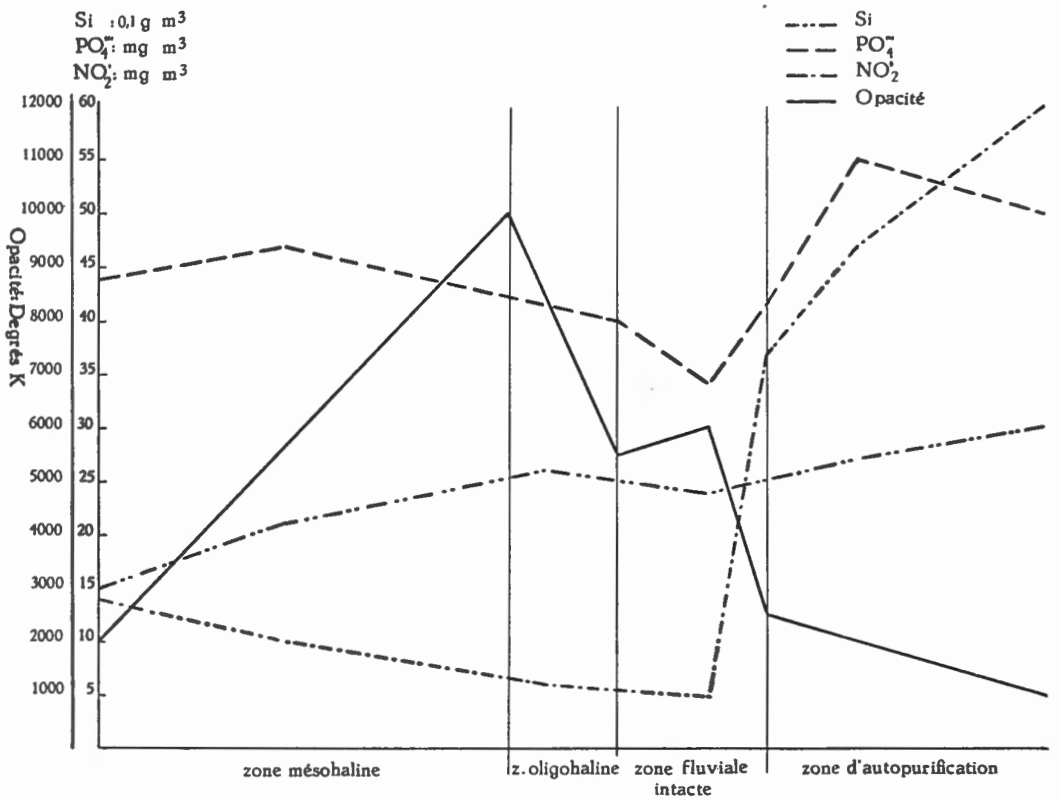


FIG. 9. — Moyennes de Si (1), PO_4''', NO_2' et de l'opacité de l'eau de l'Elbe du 2e au 4e trimestre 1937 (d'après H. LÜNEBURG, 1937, avec modification).

Silice. — D'après H. LÜNEBURG (1937), le dosage en silicium est de 3 gr par mètre cube près de Hambourg et tombe à 1 gr près de Cuxhaven. Il est soumis à de très fortes variations saisonnières (fig. 9).

(1) Si : expression empruntée à H. LÜNEBURG (1937).

Nitrites. — Le contenu en nitrite est, d'après H. Lüneburg (1937), de 60 mg NO_2 par mètre cube près de Hambourg, et va en diminuant dans la zone d'autopurification, jusqu'à 10 mg/m³ près de Pagensand, pour s'élever ensuite vers l'embouchure de l'Elbe.

Ammoniaque. — Près de Hambourg, l'ammoniaque dissoute dans l'eau est en moyenne de 0,50 mg/l (suivant Fr. Kötter, 1951).

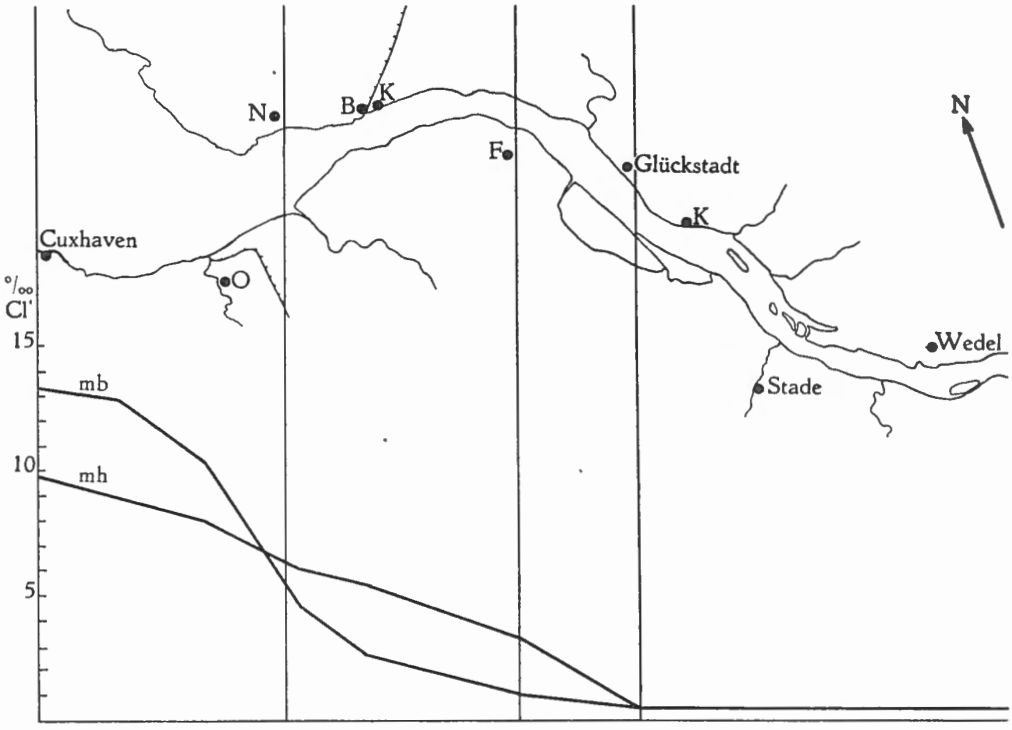


Fig. 10. — Chlorinité de l'eau à la surface de l'Elbe, à marée haute et à marée basse, observée par H. Kühl du 19 au 22 octobre 1950.

Magnésium (oxyde de magnésium). — 66 mg par litre près de Hambourg, suivant W. R. Dunbar (1917).

Chlorinité. — La chlorinité de l'Elbe est de 0,3 ‰ Cl′ en moyenne et demeure à peu près constante jusqu'à Glückstadt, fin de la zone à eau douce, si l'on en excepte les apports d'eau salée amenés par les tempêtes venant de l'Ouest. La zone oligohaline s'étend de Glückstadt à Freiburg et a une teneur moyenne de 3 ‰ Cl′; la région qui s'étend ensuite en aval du fleuve constitue la zone mésohaline dans laquelle la ligne de 8 ‰ Cl′ passe à hauteur de Belum. Le degré de chlorinité apparaît le plus clairement sur la carte établie d'après les observa-

tions de H. Kühl (1951), fig. 10, et sur les deux diagrammes empruntés à Fr. Kötter (1951), fig. 11 et 12.

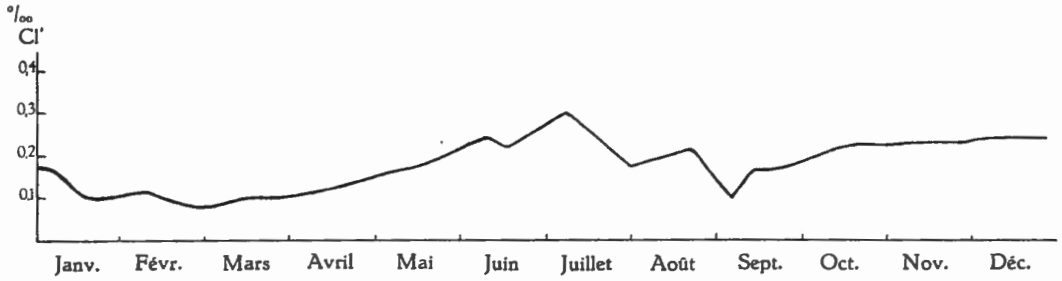


Fig. 11. — Chlorinité de l'Elbe à marée haute aux environs de Hambourg-Blankenese (observations de l'Institut d'Hygiène de Hambourg, 1948).

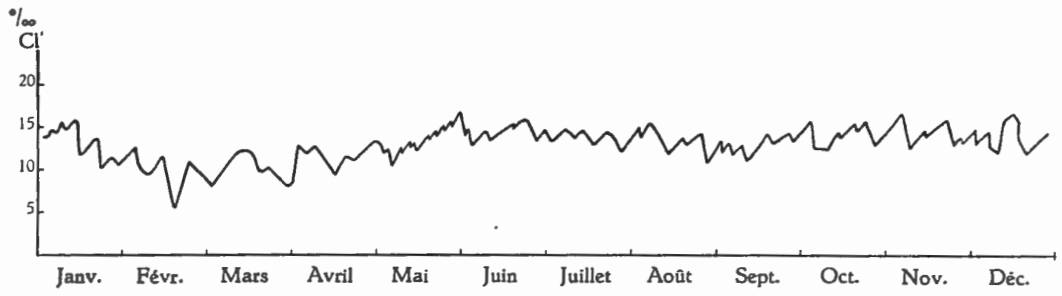


Fig. 12. — Chlorinité de l'Elbe à marée haute aux environs de Cuxhaven (observations du « Wasser- und Schiffahrtsamt », Cuxhaven).

A la surface et le long des rives, la chlorinité est moindre qu'au milieu et que dans les couches inférieures, car l'eau salée, ayant un poids spécifique plus élevé, est recouverte par l'eau douce. Pour aider à comprendre ce phénomène, j'ajoute ici un schéma emprunté à W. Nienburg et E. Kolumbe (1931) qui donne les conditions de chlorinité de l'Elbe près de Neufeld.

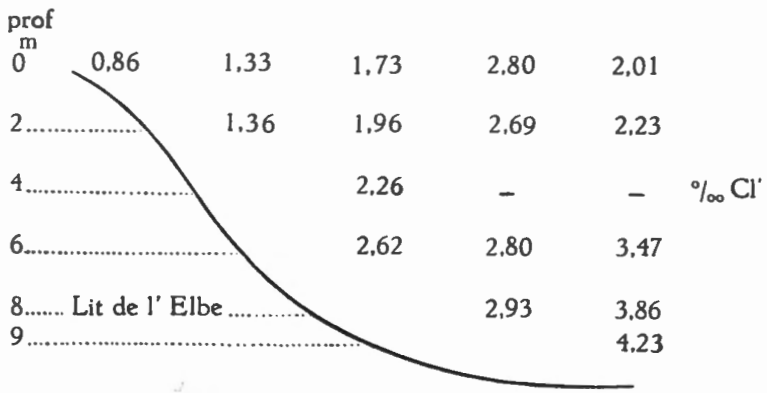


Fig. 13. — Chlorinité à différentes profondeurs au milieu du fleuve et sur ses parties latérales (d'après W. Nienburg et E. Kolumbe, 1931, avec modification).

L'eau qui remplit les fossés lors de la marée haute provient de la surface. C'est pourquoi les animaux d'eau douce peuvent vivre dans des fossés situés fort en aval, alors qu'ils ne le pourraient plus dans le fleuve lui-même. De même la limite d'expansion des animaux marins s'enfonce plus en amont dans le fleuve principal que dans les fossés adjacents.

d) Débris flottants et glaces.

Les matières flottantes, qui jouent un rôle important dans le fleuve principal, sont, si l'on en excepte les traces d'huile, à peine perceptibles dans les fossés, car le fleuve les y fait rarement échouer. Il n'en est pas de même pour la glace, qui, grâce au phénomène des marées, peut occasionner de grands changements dans la stratification des sols. En effet, les glaçons qui, à marée basse, adhèrent au sol, sont entraînés avec une légère couche de vase par la marée montante et déposés par le flux à un autre endroit, où, lors du dégel, ils fondront en laissant déposer la couche de vase entraînée. Fr. Kötter (1951) attribue à la glace un rôle important dans la dissémination des plantes qui gèlent avec elle, puis sont déplacées par le flux montant et déposées ailleurs.

e) Transparence.

La transparence dépend, entre autres, de la quantité de matières en suspension dans l'eau. Elle diminue fortement lorsque la chlorinité dépasse 1 ‰ Cl'. Ceci s'explique par le fait que les colloïdes sont alors floculés par suite de la neutralisation des charges électriques et que les composants du phytoplancton d'eau douce sont ici généralement détruits. La question de l'opacité a surtout été traitée par H. Lüneburg (1939). Celui-ci indique deux maxima de l'opacité, dont le plus grand, de 20.000 K (K= « Kennwert », d'après H. Lüneburg, 1939, et K. Kalle, 1933; 1 K = 10 mg Trypton/m^3), causé par la floculation des colloïdes sous l'influence de la chlorinité, se déplace entre Scheelenkuhlen et Altenbruch avec le mouvement des marées. L'autre maximum de 6,000 K, se présente dans la région de Pagensand; il est produit par une forte turbulence, due aux constructions dirigeant le courant (cf. fig. 9). Une couche d'eau de 15 cm absorbe normalement 68 % de la lumière incidente et peut en absorber jusqu'à 90 % d'après Fr. Kötter (1951).

f) Climat.

Les conditions de température de la région observée ressortent clairement du diagramme fig. 14 qui donne les températures relevées à Glückstadt en 1950 (d'après M.A.N.W.D., 1950). Il y eut un écart absolu de 40° C au cours de l'année. Les sommets des courbes de température s'adoucissent lorsqu'on se rapproche de la mer. Au cours de l'année 1948, l'oscillation moyenne fut de 16,6° C à Hambourg et de 16,3° C à Cuxhaven. Il y eut en 1948, 20 jours de glace,

67 jours de gelée; au cours de 157 jours, la température dépassa 10° C et pendant 13 jours seulement elle fut au-dessus de 25° C.

Les chutes de pluie n'ont ici qu'une incidence temporaire sur la composition de l'eau à la surface des fossés en zone saumâtre, dont elles diminuent le degré de salinité. Elles ont aussi pour effet de rincer et de dissoudre le sel absorbé par le sol lors des inondations causées par les tempêtes. La hauteur des pluies dans la région de l'Elbe en 1950 fut de 800 à 900 mm suivant les endroits. La rive

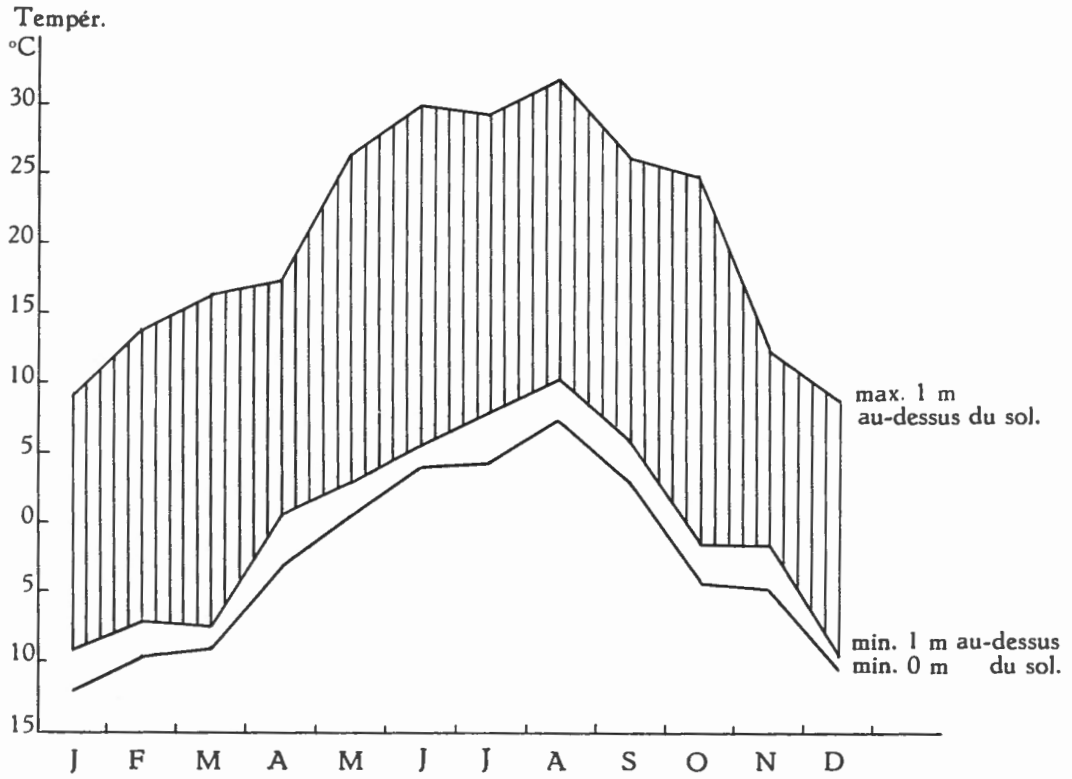


FIG. 14. — Températures (max. et min.) relevées à Glückstadt en 1950 (suivant M.A.N.W.D., Hambourg, 1950).

gauche, cependant, reçoit en général une plus grande quantité de pluies que la rive droite. Le diagramme n° 15 donne la hauteur des pluies mensuelles pour Glückstadt et Freiburg.

g) Températures en sol vaseux.

Comme la température demeure beaucoup plus constante dans l'eau que dans l'air, c'est-à-dire que, même lors de changements brusques de température dans l'air, l'eau conserve la sienne pendant un certain temps encore et la communique au sol vaseux pendant le flux, la température du sol ne peut subir de

changement que lorsque le fond est mis à sec. Cette brève exposition, durant quelques heures seulement, suffit cependant déjà à élever considérablement la température lors des jours de soleil ardent ou à diminuer lors des jours de glace ou de gelée. Cet échauffement est naturellement sous la dépendance de la couleur du sol, qui était toujours gris foncé dans les cas que j'ai observés. Lorsque après une période d'immersion le fossé est immergé, la température subit une chute brusque, montrant souvent un écart supérieur à 12° C, et cela en quelques

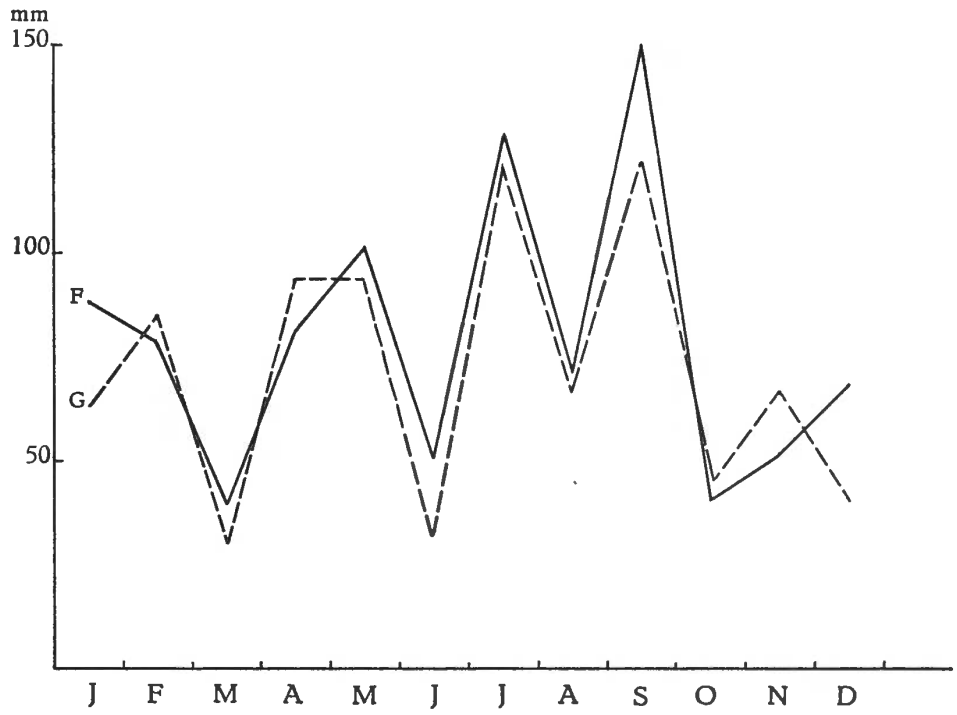


FIG. 15. — Hauteur mensuelle des pluies à Freiburg (F) rive gauche et à Glückstadt (G) rive droite (suivant M.A.N.W.D., Hambourg, 1950).

minutes, et que seuls les animaux eurythermes sont capables de supporter. La température de la vase à sa surface est, en plein soleil, en été, souvent supérieure de 10° C à celle de l'air; elle est, à une profondeur de 1 à 2 cm, égale à celle-ci et lui est inférieure de 10° C à une profondeur de 20 cm (suivant FR. KÖTTER, 1951).

Le 2 février 1951, j'ai pu constater les températures suivantes à Krautsand (A 8 d) :

	°C
Température de l'air	— 1,3
Température de l'eau de l'Elbe	+ 4,4
Température de l'eau du fossé	+ 1,4
Température de la vase, surface	+ 1,3
Température de la vase, 5 cm de profondeur	+ 2,4
Température de la vase, 10 cm de profondeur	+ 2,8
Température de la vase, 20 cm de profondeur	+ 3,7

Des observations faites pendant les mois d'hiver montrent que les couches supérieures de vase émergées au cours de l'intervalle séparant deux marées gèlent par grand froid, et que le glaçon déplacé par la marée montante entraîne, soudée à lui, une couche de vase de plusieurs millimètres d'épaisseur.

Sur les deux profils (fig. 16 et 17), j'ai indiqué les températures maxima observées par 3 cm de profondeur à marée basse et les périodes correspondantes de mise à sec.

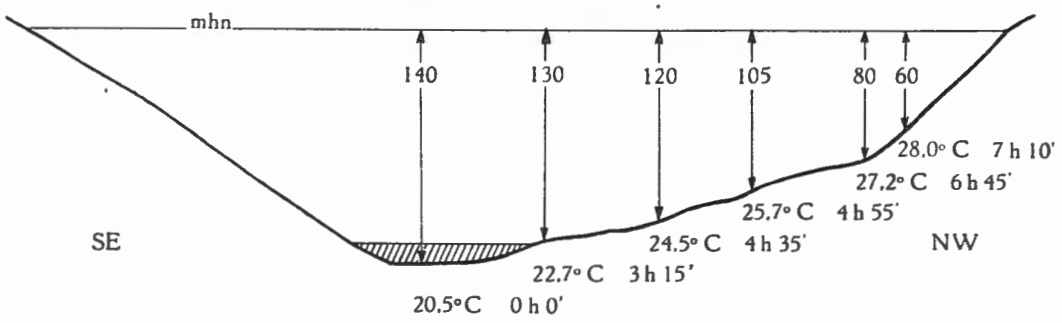


FIG. 16. — Krautsand A 8 d, le 15 août 1950, 12 h à marée basse.

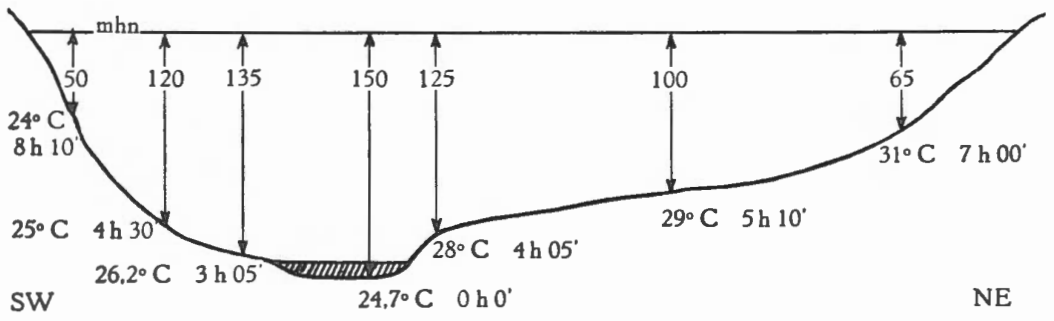


FIG. 17. — Freiburg A 10 o, le 21 août 1950, 14 h 30 à marée basse.

FIG. 16 et 17. — Profils de deux fossés avec indications
a) de la température de la vase, mesurée par 3 cm de profondeur, aux différents points, et
b) de leur durée d'émersion exprimée en heures et minutes.

V. — FACTEURS BIOTIQUES.

a) Flore.

La végétation flottante autochtone fait complètement défaut. Quelques *Hydrophyta natantia*, par exemple les *Ceratophyllum* et les Lemnacées, ont néanmoins poussé dans les fosses situées derrière les digues et ont ensuite atteint les fossés en traversant les écluses. Les *Hydrophyta radicantia* ne se rencontrent que dans les fossés latéraux à l'abri des marées. Il ne peut être question d'une flore sublittorale dans les fossés soumis à l'action des marées, si l'on excepte les Diato-

mées, que je néglige dans ce travail et qui forment souvent sur le fond des couches d'une couleur brunâtre. Dans le littoral inférieur, on ne trouve que quelques rares *Vaucheria* et *Enteromorpha*, tandis que le littoral supérieur est couvert de différentes espèces de *Scirpus* et de *Phragmites communis* TRINIUS. Dans la zone de ressac, les *Phalaris* et les *Glyceria* dominent. Dans la zone qui n'est immergée qu'au cours des tempêtes, on trouve en ordre principal des osiers (*Salix alba* LINNÉ et *Salix purpurea* LINNÉ), *Populus nigra* LINNÉ et des prairies de schorre.

La végétation considérée dans son ensemble présente un caractère de grande unité, auquel il n'est porté atteinte qu'en aval de l'Elbe, où l'augmentation de la salinité permet la croissance des espèces halophiles, telle l'apparition en masse des *Salicornia herbacea* LINNÉ, qui donnent un aspect tout particulier aux étendues de vase de la zone polyhaline. Des bancs de *Phragmites communis* TRINIUS et de *Scirpus maritimus* LINNÉ croissent en abondance dans les zones à eaux douces et saumâtres. Au point de vue phyto-sociologique, l'Elbe a été l'objet de plusieurs études approfondies (W. NIENBURG et E. KOLUMBE, 1931; FR. KÖTTER, 1951).

Je donne ici une liste des espèces trouvées en 1950 et 1951 : (2)

Chlorophyceæ.

Ulotrichales :

Enteromorpha intestinalis GREVILLE.

Siphonales :

Vaucheria spec.

Monocotyledonæ.

Typhaceæ :

Typha angustifolia LINNÉ.
Typha latifolia LINNÉ.

Potamogetonaceæ :

Potamogeton filiformis PERSOON (?).

Alismataceæ :

Alisma plantago-aquatica LINNÉ.
Sagitta sagittifolia LINNÉ.

Hydrocharitaceæ :

Helodea canadensis RICH.

Gramineæ :

Festuca rubra LINNÉ *littoralis* G. A. WEBER.
Puccinellia maritima HUDSON.
Glyceria maxima HARTMANN.

---

(2) Le Dr Fr. KÖTTER m'a aimablement aidé à déterminer l'espèce de quelques graminées.

Glyceria fluitans R. Br. (?).
Phragmites communis Trinius.
Phalaris arundinacea Linné.
Agrostris gigantea Roth.

Cyperaceæ :

Scirpus maritimus Linné.
Scirpus lacustris Linné.
Scirpus Tabernæmontani Gmelin.
Scirpus americanus Persoon.
Helocharis uniglumis Link.

Araceæ :

Calla palustris Linné.

Dicotyledonæ.

Salicaceæ :

Salix purpurea Linné.
Salix alba Linné.
Salix viminalis Linné.

Polygonaceæ :

Polygonum amphibium Linné.

Chenopodiaceæ :

Salicornia herbacea Linné.

Ranunculaceæ :

Caltha palustris Linné.
Ranunculus sceleratus Linné.
Ranunculus repens Linné.

Cruciferæ :

Rorippa nasturtium-aquaticum Hay.

Lytraceæ :

Lytrum salicaria Linné.

Oenotheraceæ :

Epilobium hirsutum Linné.

Compositæ :

Aster tripolium Linné.

b) **Faune.**

Liste des espèces et lieu de leur habitat. — Les espèces énumérées ici ont été rencontrées au cours des recherches, soit dans les fossés, soit sur leurs bords. Les numéros inscrits à la suite des noms indiquent l'endroit où l'animal a été trouvé.

Hydrozoa :

Cordylophora (*lacustris*) *caspia* Pallas, 1771, B 38 d (dans l'Elbe, très répandue).

Polychæta :

Nereis diversicolor MÜLLER, 1776, A 15 m, A 16 m, F 17 m, C 18 p, B 19 m.

Oligochæta :

Heteromastus sp. (*filiformis* CLAPARÈDE, 1864 ?), C 18 p.

Enchytræidæ :

Enchytræus albidus HENLE, 1837 (répandue dans toute la région explorée).

Tubificidæ :

Postiodrilus sonderi BOLDT, 1926.
Rhyacodrilus coccineus VEJDOVSKY, 1875.
Clitellio arenarius MÜLLER, 1776, C 18 p.
Limnodrilus udekemianus CLAPARÈDE, 1862.
Limnodrilus hoffmeisteri CLAPARÈDE, 1862.
Tubifex tubifex (MÜLLER, 1874), très répandue dans la zone des eaux douces.
Tubifex albicola MICHAELSEN, 1901.
Tubifex barbatus GRUBE, 1861, A 15 m, A 16 m.
Tubifex costatus (CLAPARÈDE, 1863), F 17 m, C 18 p, B 19 m.
Iliodrilus moldaviensis VEJDOVSKY et MRAZEK, 1903.
Iliodrilus hammoniensis MICHAELSEN, 1901.
Peloscolex ferox EISEN, 1879.
Peloscolex benedeni UDEKEM, 1855.

Les Tubificides; vu la grande quantité de matériel, les déterminations furent basées sur des échantillonnages. Les espèces citées sans indication de provenance sont empruntées aux ouvrages de W. MICHAELSEN (1903, 1909, 1927) et de H. UDE (1929), qui les mentionnent comme habitants de l'Elbe inférieure et de ses affluents.

Lumbricidæ :

Octolasium lacteum OERLEY, 1885, B 21 m, D 32 d, A 23 d.
Eiseniella tetraedra (SAVIGNI, 1826) f. *typica*, D 32 d.
Eiseniella tetraedra (SAVIGNI, 1826) f. *hercynia* MICHAELSEN, 1890, A 29 d, A 32 d.

Hirudinea :

Hæmopis sanguisuga LINNÉ, 1758, A 41 d.

Pulmonata.

Succineidæ :

Succinea putris LINNÉ, 1758, A 8 d, G 22 o, A 23 o, A 29 d, B 34 d.
Succinea pfeifferi ROSSM., 1835, A 8 d, F 17 m, G 22 o, A 24 o, A 25 m, B 28 d, A 29 d, B 30 d, B 33 d.

Succinea elegans RISSO, 1826, A 35 d.

Limacidæ :

Deroceras (*Hydrolimax*)*læve* MÜLLER, 1774, A 8 d.

Zonitidæ :

Oxychilus cellarium MÜLLER, B 34 d.
Zonitoides nitidus MÜLLER, 1774, A 8 d.

Trichiidæ :

Zenobiella rubiginosa SCHMIDT, 1853, B 34 d.

Eulotidæ :

Fructicicola hispida LINNÉ, 1758, A 41 d.

Ellobiidæ :

Carychium minimum MÜLLER, 1774, A 8 d.

Lymnæidæ :

Lymnæa stagnalis LINNÉ, 1758, B 34 d, A 41 d.
Lymnæa truncatula MÜLLER, 1774, A 8 d, F 17 m, B 21 m, A 27 d, A 29 d, B 34 d.
Lymnæa palustris MÜLLER, 1774, A 8 d, G 22 o, A 25 m, A 27 d, B 28 d, B 33 d, B 34 d.
Lymnæa peregra MÜLLER, 1774, A 9 o, G 22 o, A 23 o, A 24 o, A 25 m, A 29 d, D 30 d, A 35 d.
Lymnæa ovata DRAPARNAUD, 1805, B 7 d, A 8 d, E 11 m, G 22 o, A 23 o, B 28 d, D 30 d, B 33 d, B 34 d, A 35 d, B 38 d.

Physidæ :

Physa fontinalis LINNÉ, 1758, A 41 d.

Planorbidæ :

Planorbis corneus LINNÉ, 1758, B 34 d, A 41 d.
Anisius (*Spiralina*) *vortex* LINNÉ, 1758, G 22 o.
Anisius (*Tropidiscus*) *planorbis* LINNÉ, 1758, B 28 d.
Anisius (*Segmentina*) *nitida* MÜLLER, 1774, B 33 d.
Anisius (*Paraspira*) *leucostomus* MILLET, 1813, B 7 d.

Prosobranchia.

Viviparidæ :

Viviparus fasciatus MÜLLER, 1774, A 41 d.
Viviparus viviparus LINNÉ, 1758, B 34 d, A 41 d.

Hydrobiidæ :

Hydrobia ulvæ (PENN., 1777), C 18 p.
Bithynia tentaculata LINNÉ, 1758, B 28 d, D 30 d.

Valvatidæ :

Valvata piscinalis MÜLLER, 1774, A 35 d.

Assimineidæ :

Assiminea grayana (LEACH) FLEMING, 1828 (très répandu depuis l'embouchure de l'Elbe jusqu'à Barnkrug).

Bivalva.

Sphæriidæ :

Sphærium corneum LINNÉ, 1778, D 31 d.
Pisidium amnicum MÜLLER, 1774, H 6 d, D 30 d, B 38 d.
Pisidium supinum A. SCHMIDT, 1850, A 8 d.
Pisidium pulchellum JENYNS, 1832, A 8 d, B 33 d.
Pisidium henslowanum SHEPP., 1825, A 41 .d.

Dreyssensiidæ :

Dreyssensia polymorpha PALLAS, 1771, A 41 d.

Tellinidæ :

Macoma balthica (LINNÉ), 1758, F 17 m, C 18 p, B 19 m.

Isopoda.

Asellidæ :

Asellus aquaticus LINNÉ, 1758, A 41 d.

Sphæromidæ :

Sphæroma rugicauda LEACH, 1814, E 12 m, A 14 m, F 17 m.

Amphipoda.

Gammaridæ :

Gammarus locusta zaddachi SEXTON, 1912, E 11 m, E 12 m, F 17 m, D 30 d.

Corophiidæ :

Corophium volutator (PALLAS, 1766), E 13 m, A 15 m, A 16 m, F 17 m, C 18 p, B 19 m, A 25 m.

Mysidacea.

Mysidæ :

Mysis (*Neomysis*) *vulgaris* (LEACH, 1850), A 8 d, A 30 o, E 11 m, E 12 m, F 17 m.

Decapoda.

Crangonidæ :

Crangon crangon LINNÉ, 1758, A 9 o, A 10 o, E 11 m, F 17 m.

Palæmonidæ :

Leander adspersus RATHKE, 1843, var. *fabricii* RATHKE, 1843, E 12 m.
Leander longirostris (H. M. E., 1837), var. *robusta* DE MAN, 1915, A 8 d, G 22 o, A 23 o, A 27 d, D 30 d, D 31 d.

Cancridæ :

Carcinus mænas LINNÉ, 1758, E 11 m, E 12 m, E 13 m, C 18 p.

Grapsidæ :

Eriocheir sinensis H. M. E., 1854 (répandu dans toute la région explorée).

Araneina [3].

Tetragnathidæ :

Pachygnatha degeeri SUNDWALL, 1830, A 8 d.

Lycosidæ :

Lycosa saccata LINNÉ-KOCH, 1848, A 41 d.

---

[3] *Araneina :* déterminées par le cand. en sciences nat. P. JACOBI, Hambourg.

Collembola.

Poduridæ :

Podura aquatica LINNÉ, 1746, A 8 d.

Sminturidæ :

Sminthurides aquaticus BOURLET, 1842, A 8 d.

Isotomidæ :

Isotoma viridis SCHÖTT, 1893 (plusieurs variétés), A 8 d.
Proistoma schötti DALLA TORRE, 1895, A 8 d.

Entomobryidæ :

Isotomurus palustris MÜLLER, 1776, A 8 d.
Odonata.

Agrionidæ :

Enallagma cyathigerum CHARPENTIER, 1840 (larves), E 12 m.

Heteroptera (4).

Nepidæ :

Nepa rubra LINNÉ, 1758, A 41 d.

Naucoridæ :

Naucoris cimicoides LINNÉ, 1758, D 30 d.

Notonectidæ :

Notonecta viridis DELC., 1909, F 17 m.

Gerridæ :

Gerris lacustris LINNÉ, 1758, A 8 d.

Corixidæ :

Sigara lugubris FIEBER, 1848, E 11 m.
Subsigara falleni FIEBER, 1848, E 11 m.

Coleoptera.

Carabidæ :

Bembidion lampros HRBST., 1784, A 15 m.
Bembidion ustulatum LINNÉ, 1758, var. *femoratum* STURM, A 27 d.

Staphylinidæ :

Philonthus carbonarius GYLLENHAL, 1810, D 31 d.

Curculionidæ :

Phytonomus rumicis DUFOUR, 1843, A 8 d.
Notaris bimaculatus FABRICIUS, 1787, a. *granulipennis* TOURN., 1874, A 41 d.

Hydrophilidæ :

Hydrous piceus LINNÉ, 1758, D 30 d.

---

(4) *Heteroptera :* déterminées par E. WAGNER, Hambourg.

Diptera.

Bibionidæ :

Bibio spec., A 8 d.

Tipulidæ :

Tipula spec.,A 8 d, A 41 d (larves seules).

Limnobilidæ :

Erioptera spec., F 17 m, A 16 m, A 23 o, A 24 o, A 25 m, B 33 d, B 34 d.
Gnophomya spec., A 8 d.
Ormosia spec., A 8 d, E 13 m.
Limnophila spec., B 34 d.

Chironomidæ [5] (larves seules) :

Chironomus spec. (groupe *Thummi*), E 12 m, H 6 d.
Chironomus spec. (groupe *Plumosus*), A 37 d.
Pelopia spec., H 6 d, B 7 d.
Procladius ou *Psilanotypus*, A 24 o, B 28 d, A 37 d.

Neuroptera.

Sialidæ (larves seules) :

Sialis lutaria LINNÉ, A 8 d.

Trichoptera :

(N'ai trouvé qu'un seul exemplaire endommagé, par conséquent indéterminable), F 17 m.

Lepidoptera :

Nymphula (*Hydrocampus*) *nympheata* LINNÉ, 1758 (chenille en cocon), A 8 d.

Teleostei.

Gasterosteidæ :

Gasterosteus aculeatus LINNÉ, 1758, D 30 d (et dans les fossés du « Altes Land »).

Anguillidæ :

Anguilla anguilla LINNÉ, 1758, A 8 d, D 30 d (et dans les fossés du « Altes Land »).

Gobiidæ :

Gobius microps KRÖYER, 1840 (répandu dans toutes la région explorée).

Pleuronectidæ :

Platichthys flesus flesus LINNÉ, 1758 (jeunes animaux), D 30 d, D 31 d, D 32 d.

Ecaudata :

Rana temporaris LINNÉ, 1758 (fréquent le long des rives d'eau douce).

Lamellirostres :

Anas crecca crecca LINNÉ, 1758.

---

[5] *Chironomidæ* : déterminées par le Dr K. STRENZKE, Plön.

c) Considérations autécologiques sur les espèces animales.

La figure 18 représente la zone de répartition des principales espèces animales peuplant les fossés et montre leur expansion dans la région explorée ainsi que le degré de chlorinité qui met fin à cette expansion. L'axe des abscisses représente la projection de la carte de l'Elbe dessinée au haut de la page. L'axe des ordonnées représente la teneur moyenne en Cl′ donnée en ‰ (6). Les espèces

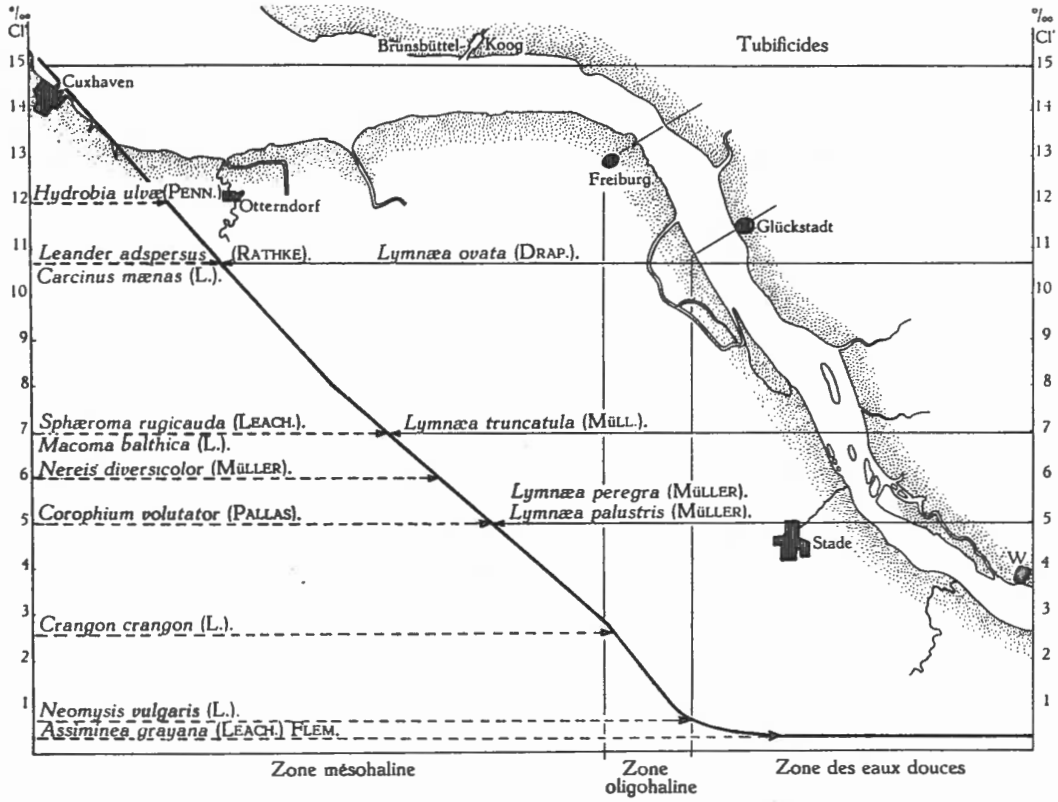


FIG. 18. — Faune des fossés étudiée en rapport avec la chlorinité de son habitat et sa projection sur la carte de l'Elbe.

originaires de la mer sont représentées par une ligne interrompue, celles provenant des régions d'eau douce, par une ligne continue. Les points où ces lignes horizontales coupent l'axe des ordonnées (teneur moyenne en Cl′) donnent les limites des habitats des espèces animales à l'intérieur de la zone explorée.

Leur longueur indique l'amplitude de leur expansion à l'intérieur de cette zone et la flèche de leur extrémité indique la direction de cette tendance à l'expan-

(6) J'ai utilisé, pour la courbe de la chlorinité, les valeurs indiquées par H. KÜHL et H. MANN (1950), que ces auteurs m'ont aimablement autorisé à employer.

sion. La projection, sur la carte, du point de rencontre entre la droite représentant l'espèce animale et la courbe des teneurs moyennes en Cl′ donne l'endroit observé où l'expansion de l'espèce en question s'arrête. Par exemple : 1. *Nereis diversicolor* Müller est originaire de la mer et remonte jusqu'à Balje. La teneur moyenne en Cl′ près de Balje est de 6 ‰. 2. *Lymnæa ovata* Draparnaud est originaire des eaux douces et descend l'Elbe jusqu'à Otterndorf. Teneur moyenne en Cl′ à cet endroit : 11 ‰. Il n'est pas fait mention, dans ce graphique, des espèces d'origine marine telles que : *Cordylophora* (*lacustris*) *caspia* Pall, *Gobius microps* Kröyer, *Eriocheir sinensis* H. M. E. et *Leander longirostris* H. M. E., ces animaux étant répandus dans toute la région.

Hydrozoa. — Je n'ai trouvé qu'une seule espèce athécate. C'est *Cordylophora* (*lacustris*) *caspia* Pall. Cet habitant du sublittoral, originaire de la mer, a pénétré dans les eaux saumâtres et douces sur toute l'étendue de Cuxhaven à Hambourg. Il a formé, aux endroits qui lui sont favorables (débarcadères, môles et autres matériaux solides), de véritables colonies d'une hauteur d'environ 5 cm et pourvues de nombreuses ramifications. Celles-ci peuvent survivre dans les endroits abrités du soleil durant la sécheresse périodique sévissant à chaque marée basse. J'ai trouvé des *Cordylophora* fixés aux débarcadères de Lühe, Krautsand et Cuxhaven et dans le port de Neuenfelde (B 38 d), qui est encombré de débris de briques, débris qui ne se rencontrent dans aucun autre fossé. H. Caspers (1949) indique que, sur les colonies de *Cordylophora*, vivent d'innombrables epizoes appartenant aux groupes des *Ciliata*, des *Suctoria*, des *Rotatoria*, des *Cirripedia* et des *Bryozoa*.

Polychæta. — Le seul représentant des Polychètes observé dans la région explorée était l'espèce errante du *Nereis diversicolor* Müller. Les exemplaires trouvés avaient en général plus de 40 segments et des parapodes entièrement développés (cf. Ph. Dales, 1950). Ce ver domine en nombre tous les autres habitants de la vase à la limite des zones mésohaline et polyhaline. Ceci, de même que sa zone d'expansion en amont de l'Elbe, ressort clairement des figures 18 et 21.

Oligochæta. — J'ai trouvé, dans les fonds durs et argileux de nombreux fossés, différentes sortes de Lombricides qui toutes ont été considérées comme amphibies par W. Michaelsen (1909) et H. Ude (1929) et dont les noms figurent dans ma liste des espèces. La plupart vivent sous des mottes d'argile qui se sont détachées de la rive abrupte, en partie au-dessus du niveau normal atteint par la marée haute et en partie jusqu'à 50 cm au-dessous de celle-ci. Je n'ai pu observer qu'une seule fois, dans un fossé très plat, un Lombricide se mouvant librement à la surface de la vase. C'était un *Eiseniella tetraedra* (Savigny)

(D 32 d). Je n'ai pas réussi à trouver de Lumbriculides, bien que je m'attendais à leur présence, étant donné qu'ils sont très nombreux dans les ruisseaux, les étangs et les mares temporaires.

La détermination des espèces auxquelles appartenaient les différents Tubificides n'a pu être faite que pour des échantillons, de sorte que je me suis borné à établir un relevé de leur densité. Ils sont de loin les plus nombreux parmi les habitants du fond vaseux de la région explorée. Leur densité est beaucoup plus forte dans les fossés d'eau douce que dans les slikkes d'eau douce (cf. CASPERS, 1948). Les tableaux suivants le démontrent nettement.

		Pour 1/10 m²
Slikke d'Hetlingen (H. CASPERS, 1948)		5.500
Fossé dans une colonie de *Typha*, près de Gründeich (F 39 d) ...	max.	60.000
Fossé près de Dornbusch (A 8 d)	max.	65.000
	normalement.	10.000

Les Tubificides étaient aussi plus nombreux dans les fossés d'eau saumâtre à l'embouchure de l'Oste que dans le slikke de l'Elbe.

		Pour 1/10 m²
Slikke à l'embouchure de l'Oste (H. CASPERS, 1948)		50
Fossé près de Belumer Schanze (F 17 m)	normalement.	1.000
	max.	17.500

Dans le fossé C 18 p (à Dicksanderkoog), qui présente un caractère maritime accusé et qui est habité par *Nereis*, *Corophium*, *Macoma*, *Hydrobia* et *Carcinus maenas*, j'ai trouvé plus de 300 Tubificides au 1/10 m². Leur densité était la plus faible aux endroits A 9° et A 10°, tous deux situés aux environs de Freiburg, où j'en ai trouvé environ 50 à 100 par 1/10 m². Cette situation peut s'expliquer par le fait qu'à cet endroit la chlorinité est déjà trop forte pour les espèces d'eau douce et reste cependant insuffisante pour assurer les conditions optima aux espèces d'eaux saumâtres.

La répartition des Tubificides sur le profil d'un fossé me semble intéressante. Aussi aimerais-je citer l'exemple du Barnkruger Loch (B 7 d), qui est un très large fossé au courant très fort à marée descendante.

Les figures 19 et 20 représentent sur leur axe des abscisses un profil du fossé et sur leur axe des ordonnées le nombre de Tubificides récoltés. Les figures 28, 29 et 30 (pp. 53, 54, 55) montrent d'autres exemples de peuplement par les Tubificides.

Hirudinea *Hæmopis sanguisunga* LINNÉ fut trouvé en grande quantité dans le fossé A 41 d à Fährmannssand.

Pulmonata. — Des quatre espèces de Succinées hygrophiles observées dans la région, j'en ai trouvé trois, parmi lesquelles *Succinea putris* LINNÉ était la plus fréquente, surtout dans la zone à eau douce, tandis que *Succinea pfeif-*

feri Rossm. préférait la végétation des rives des fossés d'eaux saumâtres. *Succinea elegans* Risso, enfin, n'a été trouvée qu'à un seul endroit (A 35 d), à l'embouchure de la Pinnau. Après la tempête, j'ai pu observer quantité de Succinées

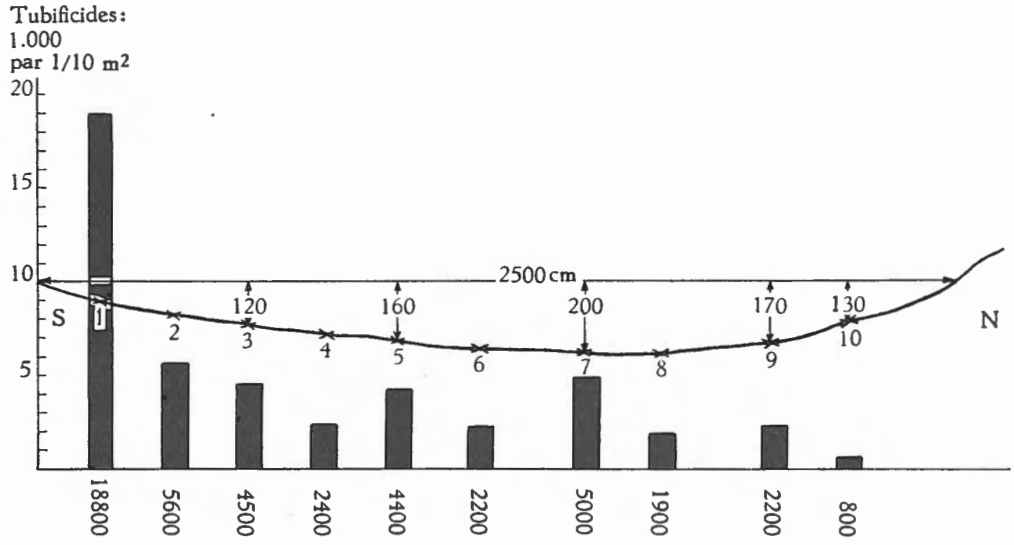


Fig. 19. — Profil du fossée B 7 d, Barnkrugerloch, avec le nombre de Tubificides (exprimé en milliers par 1/10 m²) qui y ont été récoltés.

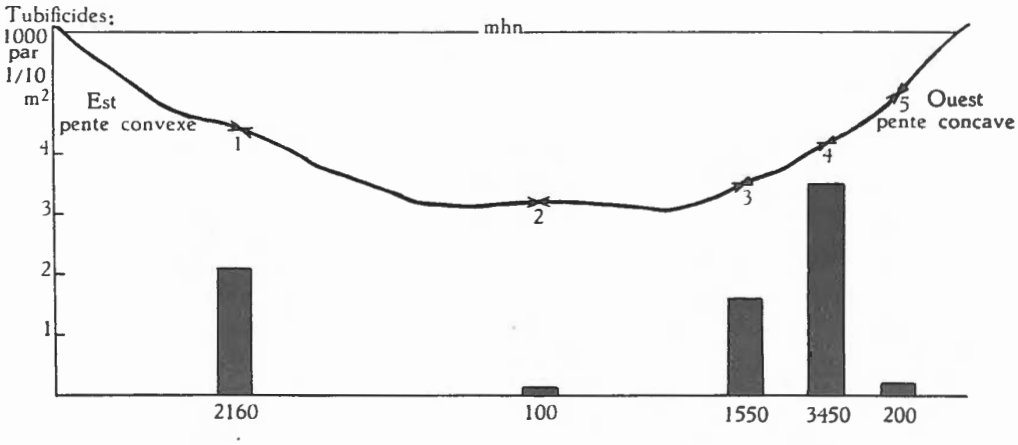


Fig. 20. — Profil du fossé A 16 m à Balje, avec le nombre de Tubificides (exprimé en milliers par 1/10 m²) qui y ont été récoltés.

qui avaient été arrachées des plantes par le flot et qui gisaient recouvertes d'une épaisse couche de vase. Mais, déjà après quelques heures, elles s'en étaient libérées et s'étaient à nouveau fixées sur les plantes.

L'espèce hygrophile *Deroceras* (*Hydrolimax*) *læve* MÜLLER, de la famille des Limacidées, a été trouvée sur les tiges des plantes du fossé A 8 d situé sur l'île de Krautsand. H. CASPERS (1949) cite cette espèce comme habitant la bande de roseaux située sur la rive Nord de Krautsand.

Zonitoides nitidus MÜLLER, *Zenobiella rubiginosa* SCHMIDT et *Fructicicola hispida* LINNÉ sont, d'après D. GEYER (1927), des habitants des prairies humides, des rives et des fossés en cours de desséchement. Aussi les trouve-t-on également dans la région de l'Elbe.

La présence d'*Oxychilus cellarius* MÜLLER est sans doute due au hasard.

Je n'ai trouvé comme représentant de la famille des Ellobiides que le *Carychium minimum* MÜLLER, qui est, d'après D. GEYER (1927), un habitant des épaves rejetées sur la rive par le flot.

La famille des Lymnées est la plus répandue dans la région qui nous concerne. Certaines de ses espèces y sont peu représentées.

La *Lymnæa stagnalis* LINNÉ, notamment, n'a été trouvée qu'à deux endroits (B 34 d et A 41 d) situés dans la zone à eau douce.

La *Lymnæa ovata* DRAPARNAUD est l'espèce la plus euryhaline et supporte une chlorinité atteignant 11 ‰ Cl'.

T. VAN BENTHEM JUTTING (1933) mentionne cette espèce comme supportant une chlorinité de 12 ‰ Cl'. Sa zone d'expansion, où elle se présente sous diverses variétés de formes, s'étend jusqu'à Otterndorf, zone mésohaline. La plus petite des Lymnées, la *Lymnæa truncatula* MÜLLER, qui aime aussi les eaux saumâtres, est répandue jusqu'à l'embouchure de l'Oste, où la chlorinité moyenne est de 7 ‰ Cl'. Elle joue un rôle important dans le développement de *Fasciola hepatica* LINNÉ, qui vit en parasite sur de nombreux moutons de la région. La *Lymnæa peregra* MÜLLER, très proche de la *Lymnaea ovata* DRAPARNAUD, peut-être une variété de celle-ci (d'après T. VAN BENTHEM JUTTING, 1933), se trouve sous de nombreuses variétés de formes dans la zone à eau douce de l'Elbe et s'étend jusqu'à la zone mésohaline, où la chlorinité est de 5 ‰ Cl'. Il en est de même pour la *Lymnæa palustris* MÜLLER, qui est cependant beaucoup plus rare dans la région observée. La zone d'habitat de ces différentes espèces de *Lymnæa* est indiquée figure 18 (p. 31).

La famille des Physidées est représentée uniquement par *Physa fontinalis* LINNÉ, qui ne se trouve que dans les parties des fossés situés en amont et donc à l'abri de l'influence des marées. Elle paraît éviter les eaux saumâtres. T. VAN BENTHEM-JUTTING (1922) mentionne cette espèce dans une salinité de 0,62 ‰ Cl' aux Pays-Bas; A. C. JOHANSEN (1918) donne comme limite 1—2 ‰ NaCl.

Les Planorbides sont beaucoup plus rares que les Lymnées. L'espèce la plus répandue était *Planorbis corneus* LINNÉ, qui a été observée en deux endroits différents. Je n'ai trouvé les plus petites Planorbides, indiquées dans la liste de la faune (p. 27), que sous forme d'un seul exemplaire pour chaque espèce indiquée et uniquement dans les eaux douces.

Prosobranchia. — J'ai pu établir l'existence du *Viviparus viviparus* Linné, habitant ordinairement les eaux dormantes, riches en plantes, en deux endroits. En premier lieu dans un petit fossé latéral du port de Haseldorf (B 34 d), et en second lieu dans un fossé à faible courant près de Fährmannssand (A 41 d). Dans ce dernier, il faisait partie d'une « faune ripicole-lacustre » typique dont il sera encore question au chapitre V/e/6 (p. 48). Il s'y trouvait à côté du *Viviparus fasciatus* Müller, habitant des eaux courantes.

En ce qui concerne les Hydrobiides, j'ai trouvé *Bithynia tentaculata* Linné en deux endroits situés dans les environs de Kollmar (B 28 d et D 30 d), c'est-à-dire dans la région des eaux douces. *Hydrobia ulvæ* Penn. est citée comme représentant marin des Hydrobiides et habitant typique de la zone polyhaline. Je ne l'ai rencontrée, dans la région explorée, qu'à un seul endroit (C 18 p), devant lequel se trouvait un estuaire ayant un caractère maritime prononcé et qui était peuplé également de *Mya*, d'*Arenicola* et d'autres organismes marins. La zone habitée par l'*Hydrobia ulvæ* Penn cesse très brusquement en amont de l'Elbe (voir fig. 18, p. 31). D'après H. Henking (1894), les *Hydrobia* habitant dans la vase pondent leur frai en petits tas atteignant 12 œufs, sur les coquilles de leurs congénères, pour pallier au manque d'objets solides dans leur milieu et éviter l'ensevelissement des œufs.

Valvata piscinalis Müller, véritable forme d'eau douce, ne se trouvait que dans un fossé à l'embouchure de la Pinnau (A 35 d), dans la zone à eaux douces.

L'Assiminea grayana (Leach) Fleming est, de tous les gastéropodes, l'espèce la plus fréquente. Elle s'établit de préférence aux environs du niveau atteint normalement par la marée haute, où elle broute la végétation des Diatomées croissant à la surface de la vase. La même observation fut également faite par W. Schäfer (1941) pour la côte du Jadebusen et par H. Caspers (1949) pour l'île de Krautsand, où il trouva une densité de 20 *Assiminea* pour 10 cm² de vase. La limite de leur zone d'expansion observée par moi s'établit en amont sur la rive gauche de l'Elbe jusqu'au « Barnkruger-Loch » (Elb-km 663) et, sur la rive droite, jusqu'à « Am Herrenfeld », près de Glückstadt (Elb-km 672). Elle descend en aval jusqu'à la mer du Nord. Elle possède visiblement une tendance à remonter le cours du fleuve, ce qui ressort des observations de Daiil (1891), qui ne les trouva pas dans l'Elbe (la question reste posée de savoir s'il a examiné la faune des slikkes et des rives); de S. Jaeckel sen. (1938), qui mentionne leur existence jusqu'à Groden, près de Cuxhaven, et de H. Caspers (1949), qui les trouva en grande quantité à Krautsand. P. Ehrmann (1933) cite comme autres régions habitées par l'*Assiminea grayana* (Leach) Fleming : Büsum, Duhnen, l'embouchure du Weser, Jadebusen, Dollart, Borkum, les côtes des Pays-Bas et de la Belgique, et l'embouchure de la Tamise. La figure 21 indique leur densité et les limites de la zone de répartition. Pour T. Van Benthem Jutting (1933), il s'agit d'un organisme cosmopolite.

Sphærium corneum Linné ne fut trouvé qu'à un seul endroit ayant un fond

sablonneux (D 31 d). Les quatre espèces de *Pisidium* que je mentionne dans la liste des espèces (p. 27) étaient répandues dans toute la zone à eaux douces.

Dreyssensia polymorpha PALLAS, qui est commune dans l'Elbe, n'a, chose curieuse, été remarquée que dans un seul fossé à Fährmannssand (A 41 d), en compagnie de *Viviparus viviparus* LINNÉ, de *Viviparus fasciatus* MÜLLER, de *Planorbis corneus* LINNÉ, de *Lymnæa stagnalis* LINNÉ et *Physa fontinalis* LINNÉ. Son absence doit probablement être attribuée au manque de matériaux solides sur lesquels elle puisse se fixer à l'aide de ses fils de byssus. H. DAHL (1891) établit sa limite en aval de Bielenberg, près de Glückstadt, dans la zone oligohaline.

Macoma balthica (LINNÉ), dont la limite d'expansion en aval du fleuve correspond à peu près à celle de *Nereis diversicolor* MÜLLER, habite les eaux salées et saumâtres. Elle n'est présente dans l'Elbe que sous forme d'exemplaires de petite taille. Ses limites d'expansion apparaissent sur la figure 18 (p. 31).

Isopoda.

Asellus aquaticus LINNÉ, connu comme habitant des eaux souillées et pauvres en oxygène, a été trouvé dans le fossé A 41 d en compagnie des mollusques précités (*Dreyssenia, Viviparus, Planorbis, Lymnæa* et *Physa*, cf. p. 36).

Sphæroma rugicauda LEACH, espèce halophile, ne se rencontre dans les eaux saumâtres que lorsque celles-ci ont au moins 5-7 ‰ de chlorinité.

Amphipoda.

Corophium volutator (PALLAS) est le seul représentant de sa famille dans les fossés de la zone des eaux saumâtres, où son habitat optimum se situe entre 7 ‰ et 8 ‰ Cl'. Il supporte néanmoins un adoucissement passager de l'eau. Il peut être considéré comme l'habitant typique des slikkes et fossés de la zone mésohaline. Sa densité y croît jusqu'au point de chlorinité optimum au delà duquel, en direction de la mer, elle recommence à décroître. Sans voir les animaux eux-mêmes, on peut déjà déceler leur présence aux empreintes qu'ils laissent sur la couche supérieure de la vase et aux trous qui constituent l'entrée de leurs galeries en forme d'« U ».

La figure 21 (p. 38) indique la zone d'expansion de *Nereis*, de *Corophium*, d'*Assiminea* et des Tubificides. Ces derniers ne sont pas représentés par un signe particulier, étant donné qu'on les trouve dans toute la région explorée.

Leur densité est exprimée en valeur relative, 100 % indiquant leur concentration maximum.

Gammarus locusta zaddachi SEXTON se rencontre sous les pierres et autres objets solides dans les eaux douces et saumâtres.

Mysidacea et Decapoda.

Neomysis vulgaris (LEACH) et *Crangon crangon* LINNÉ ont été rencontrés dans le pélagial des fossés situés, pour le premier, en aval de Krautsand, et pour le second, en aval de Freiburg, mais celui-ci uniquement sous forme d'exemplaires de petite taille.

Leander adsperdsus RATHKE (provenant de la mer Baltique) ne fut trouvé que dans un seul fossé du type E ayant une chlorinité de 11 ‰ Cl', près d'Otterndorf.

Leander longirostris (H.M.E.), dont l'existence dans l'Elbe inférieure a déjà été décrite en détail par W. SCHNAKENBECK (1933), fut rencontré en de nombreux endroits entre Brunsbüttel et Hetlingen. Son lit de frai se trouve dans la zone mésohaline près de l'embouchure de l'Oste et devant l'entrée du « Kaiser-

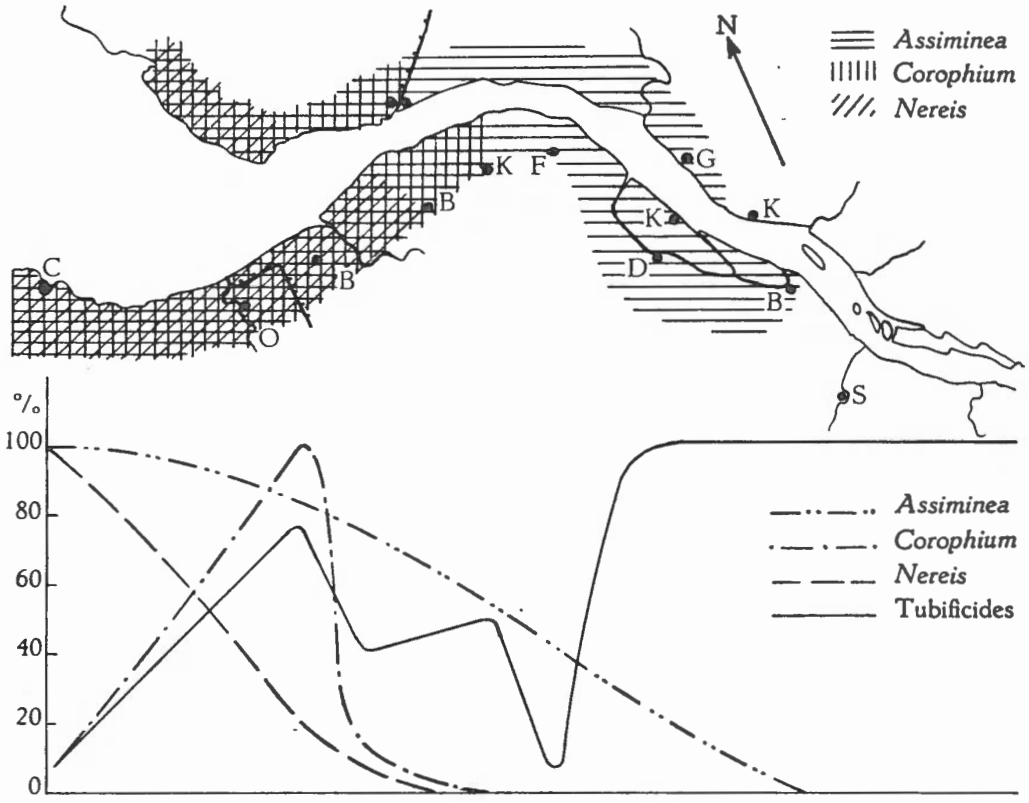


FIG. 21. — Zone d'expansion et densité de *Nereis*, *Corophium*, *Assiminea* et des Tubificides.

Wilhelm-Kanal ». Il s'agit d'une espèce des eaux saumâtres immigrée des eaux hollandaises et observée la première fois avec *Gobius microps* KRÖYER en 1932 par W. SCHNAKENBECK (1933).

Carcinus mænas LINNÉ apparaît en amont jusque dans la région de Belumerdeich (voir fig. 18, p. 31).

Eriocheir sinensis H.M.E. se rencontre dans toute la zone des recherches. Dans la zone mésohaline, les crabes portent souvent sur leur carapace des algues, des *Balanus*, etc.

Araneina.

Deux espèces d'Araignées furent trouvées dans la région des eaux douces : *Lycosa saccata* L. Koch, connue comme espèce hydrophile typique dans les fossés de schorre (cf. F. et M. Dahl, 1927), et *Pachygnatha degeeri* Sundewall, qui préfère en général les forêts humides (cf. W. Bösenberg, 1903).

Collembola.

Les Collemboles capturés, dont les espèces figurent sur la liste, sont tous connus comme habitants de la surface et des rives des eaux douces et saumâtres (cf. E. Handschin, 1926). Comme ils n'ont été observés qu'à un seul endroit, ils sont mentionnés au chapitre VI (p. 55) qui traite de la description détaillée de ce fossé (A 8 d) à Krautsand. En général, les Collemboles préfèrent la surface des eaux dormantes. Je n'ai pas observé, dans la vase de l'Elbe, une action de Collemboles pélobies semblable à celle décrite par J. Bourcart (1942) et J. Bourcart et C. Francis-Bœuf (1942).

Heteroptera.

Six espèces, provenant de cinq familles hydrophiles, ont été trouvées dans la région étudiée. J'estime que la présence de *Nepa rubra* Linné dans un fossé à Fährmannssand est digne d'attention. Les espèces suçant les tiges des plantes hyperlimniques n'ont pas été prises en considération. Il s'agit probablement en ordre principal des espèces décrites par H. Caspers (1940) pour la région de Krautsand.

Coleoptera. — Les deux espèces de *Bembidion*, *B. lampros* Herbst. et *B. ustulatum* Linné sont connues comme habitants des rives et des lieux humides (suivant E. Reitter, 1908, et W. Schäfer, 1941). Elles affectionnent particulièrement la ligne de marée haute normale. L'apparition du Staphilinide *Philonthus corbonarius* Gyll s'explique par la présence d'excréments de bétail sur les prairies avoisinantes. Les Curculionides *Phytonomus rumicis* Linné, vivant sur les *Rumex*, et le *Notaris bimaculatus* Fabricius sur les roseaux, appartiennent à la faune ripale. Contrairement à mon attente, je n'ai trouvé qu'un seul coléoptère aquatique, l'*Hydrous piceus* Linné, qui ne se rencontre pas d'ordinaire dans les eaux courantes.

Diptera. — Des larves de Polyneures (*Tipulidæ* et *Limnobiidæ*) étaient présentes dans la vase de la plupart des fossés d'eau douce et d'eau saumâtre. Le genre le plus fréquent était *Erioptera*, dont j'ai trouvé environ 15 exemplaires sur 1/10 m² dans le fossé F 17 m, situé à l'embouchure de l'Oste. En me servant du tableau de W. Hennig (1950), je n'ai pu pousser la détermination des larves que jusqu'au genre.

Les larves des Chironomides étaient beaucoup moins nombreuses dans la vase des fossés que dans celle des slikkes. Tous les exemplaires trouvés appartenaient à trois ou quatre genres. Je donne ici quelques exemples de la densité de ces larves dans la vase de fossés des trois zones :

		Larves par 1/10 m²
Zone à eau douce :		
D 31 d	Hetlinger Schanze	Aucune
B 34 d	Haseldorf port	Aucune
F 39 d	Gründeich	300
E 40 d	Neuenschleuse	250
B 7 d	Barnkruger-Loch	5
A 8 d	Krautsand	5
Zone oligohaline :		
A 9 o	Freiburg	5
A 10 o	Freiburg	5
A 23 o	Stör	Aucune
A 24 b	Glückstadt	12
G 22 o	Ivenfleth, Stör	Aucune
Zone mésohaline :		
A 14 m	Krummdeich	100
A 16 m	Balje	Aucune
B 19 m	Neufeld	Aucune
B 21 m	Sankt Margarethen	Aucune
E 12 m	Belumerschanze	5
E 13 m	Belumerschanze	Aucune

Neuroptera et Lepidoptera. — Une larve de *Sialis lutaria* Linné et un cocon de *Nymphula* (*Hydrocampus*) *nympheata* Linné contenant une chenille ont été trouvés dans le fossé A 8 d à Krautsand.

Odonata. — Les larves d'*Enallagma cyathigerum* Charpentier que j'ai observées dans le fossé E 12 m près de Belumerschanze (11 ‰ Cl′) ont été décrites par E. May (1933) comme habitant des eaux à courant très faible.

Teleostei.

Gasterosteus aculeatus Linné et *Anguilla anguilla* Linné, qui sont fréquents dans les fossés de l'Altes Land, ont été trouvés, le premier uniquement dans le fossé D 30 d près de Kollmar, et le second au même endroit et également dans le fossé A 8 d à Krautsand.

Plathichtys flesus flesus Linné n'a pu être observé que dans trois fossés à fond sablonneux et situés dans la zone d'eau douce (jeunes animaux).

Gobius microps Kröyer est répandu dans toute la région étudiée jusqu'à la limite de la zone polyhaline. Il se trouvait dans le pélagial de tous les fossés examinés. F. Dahl (1891) n'en fait pas mention. J'ai cherché en vain le *Gobius minutus* Pallas qui est cité par G. Dunker et E. Mohr (1928) comme habitant de la région située à l'embouchure de l'Elbe.

Lamellirostres. — *Anas crecca crecca* LINNÉ peut être trouvé avec certitude dans tous les fossés de la région de l'Elbe au cours des mois d'août, de septembre et d'octobre (cf. F. TANTOW, 1936).

d) Considérations synécologiques sur le peuplement des fossés.

On constate en général dans les fossés observés trois biotopes entièrement différents : le benthal, le pélagial et l'hyperlimnion.

Le domaine benthique (benthal) abrite la faune du fond, dont la

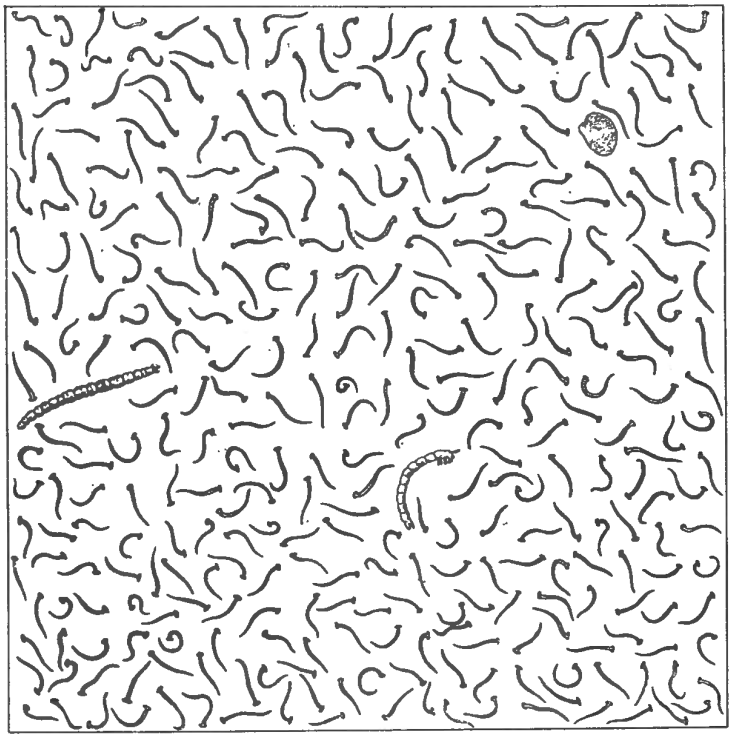


FIG. 22. — Animaux trouvés sur un dm² de sol vaseux du fossé A 8 d/2e région, à Krautsand (voir photos A et B).
1 *Pisidium*, 1 larve de Chironomide, 1 larve de *Tipula* sp., 329 Tubificides.

composition diffère de zone en zone, bien qu'elle possède partout des caractères communs imposés par le milieu. Je n'indiquerai dans ce chapitre que les différences fondamentales, car les éléments quantitatifs seront étudiés de façon approfondie dans les chapitres V, *c* et *e*.

Cette faune se compose, dans la région à eaux douces, de Tubificides et de larves de Chironomides, connus comme appartenant à la faune de la vase des étangs, lacs et fossés. Les Pisidies y jouent un rôle secondaire, car ils sont peu fréquents dans les fossés observés. Les Unionidés qui pourraient jouer ici le même rôle que *Mya arenaria* LINNÉ dans les slikkes des eaux salées, font défaut,

car ils sont incapables de supporter une période d'émersion (d'après H. Caspers, 1948). Tous les habitants des slikkes d'eau douce et des fossés soumis à l'action des marées ont leur habitat originaire dans les autres biotopes d'eau douce; ils peuvent vivre dans les conditions extrêmes offertes par le fond vaseux exposé à l'influence des marées et caractérisé par un surplus de nourriture organique, un fort déficit en oxygène, de grands écarts de température et de longues périodes de mise à sec. Il s'agit ici d'une biocénose au caractère fort exclusif dont les membres, contrairement à la biocénose maritime analogue, n'ont pas

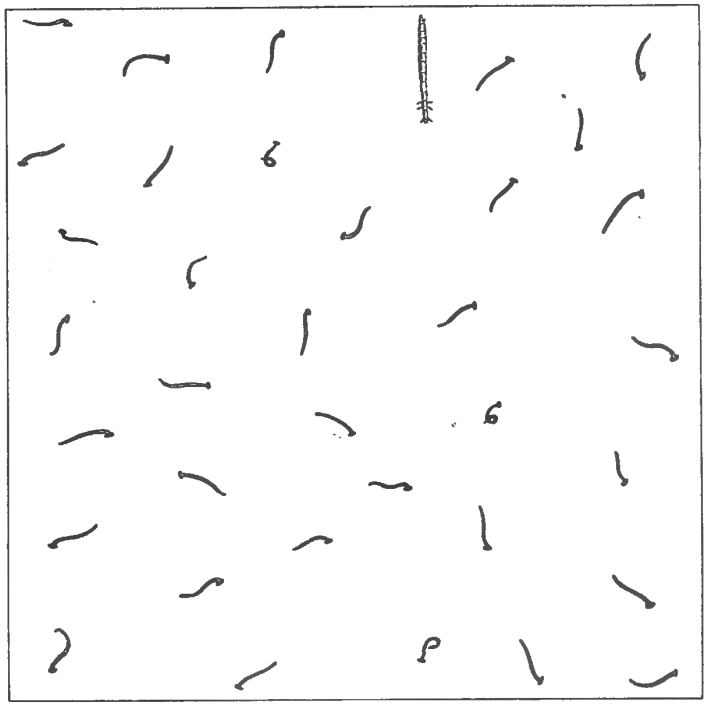


Fig. 23. — Animaux trouvés sur 1 dm² de sol vaseux du fossé A 10 o à Freiburg (voir photos J et K).
1 larve de Chironomide, 35 Tubificides.

de larves pélagiques, ce qui réduit fortement leur aptitude à se répandre rapidement sur de longues distances. Ceci a pour conséquence que les Tubificides se groupent en colonies, alors qu'on trouve dans le biotope entier les mêmes conditions de nourriture et de vitesse de courant, de sorte qu'on s'attendrait à constater partout une répartition égale de ces animaux.

Afin de donner une idée de la densité de la faune benthique d'eau douce, j'ai représenté sur la figure n° 22 un décimètre carré de vase avec les animaux

qui y ont été trouvés. Ceci ne doit être considéré qu'à titre d'exemple, car je donnerai au chapitre V (pp. 46-49) de la classification biocénotique, les chiffres exacts de la population du fond vaseux des fossés examinés.

Dans la zone oligohaline, nous rencontrons à peu près la même composition de la biocénose, quoique la densité y soit fortement réduite. Les Pisidies y font complètement défaut. *L'Assiminea grayana* (Leach) Fleming apparaît en grand nombre, broutant la végétation de Diatomées à la surface de la vase. La figure 23 donne également un aperçu de la densité dans un fossé situé aux environs de Freiburg.

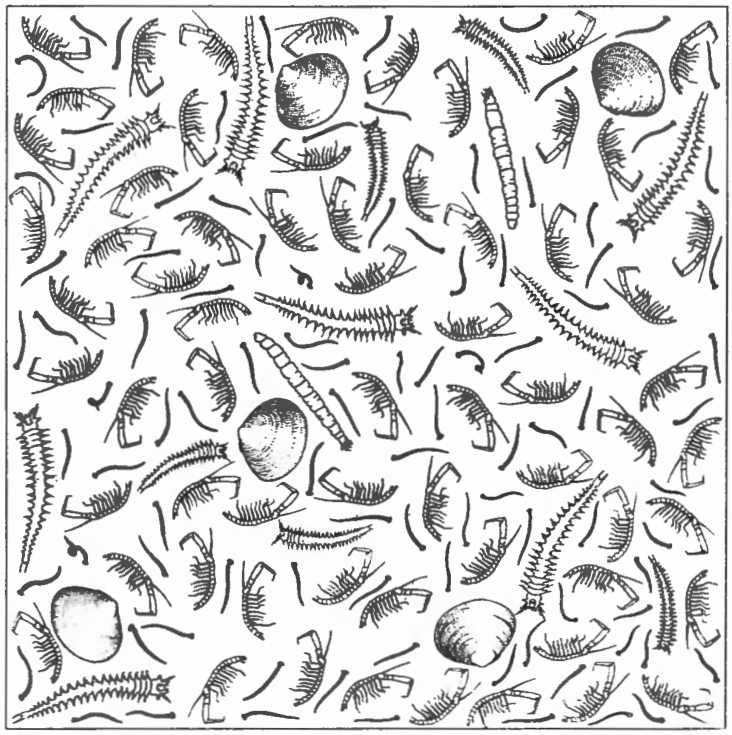


Fig. 24. — Animaux trouvés sur 1 dm² de sol vaseux du fossé F 17 m à Belum (voir photos E et F).
6 *Corophium volutator* (Pallas), 95 Tubificides, 13 *Nereis diversicolor* Müller, 5 *Macoma balthica* (Linné), 2 larves d'*Erioptera* sp.

Dans la zone mésohaline, on voit apparaître *Nereis diversicolor* Müller et *Corophium volutator* Pallas, à côté des Tubificides et des larves de Chironomides. On y trouve à nouveau le type broutant (deposit feeders) de l'*Assiminea grayana* (Leach) Fleming. Les Pisidies, qui manquaient déjà dans la zone oligohaline, sont remplacés ici par *Macoma balthica* Linné. *Carcinus mænas* Linné et *Eriocheir sinensis* H.M.E. se trouvent en abondance en aval de l'Elbe, à partir de l'embouchure de l'Oste.

A la limite des zones mésohaline et polyhaline, les Polychètes sont plus nombreux, tandis que les *Corophium* et les Tubificides se font plus rares. *Hydrobia ulvæ* (Penn.) *et Assiminea grayana* (Leach) Fleming y représentent le type broutant (deposit feeders, A. Remane, 1940).

Le domaine pélagique (pélagial) est peuplé, en ordre principal, d'animaux euryhalins qui confèrent à la faune un caractère d'uniformité beaucoup plus grand que dans le benthal. Les représentants principaux y sont *Leander longirostris* (H.M.E.) var. *robusta* de Man et *Gobius microps* Kröyer, auxquels

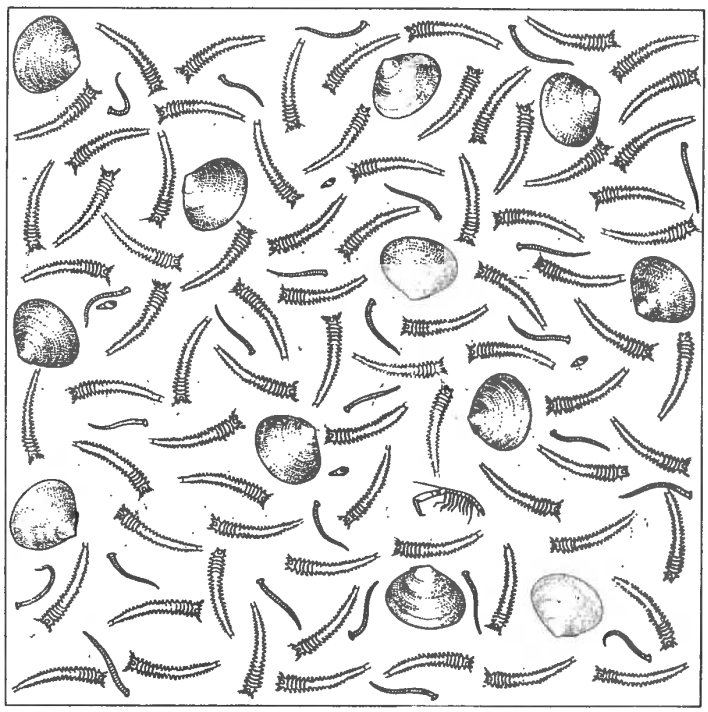


Fig. 25. — Animaux trouvés sur 1 dm² de sol vaseux du fossé C 18 p à Dicksanderkoog.
75 *Nereis diversicolor* Müller, 25 Tubificides, 12 *Macoma balthica* (Linné),
4 *Hydrobia* (Penn.), 1 *Corophium volutator* (Pallas).

s'ajoute, dans les zones oligohaline et mésohaline, *Crangon vulgaris* Linné, tandis que *Plathichtys flesus flesus* Linné, *Anguilla anguilla* Linné et *Gasterosteus aculeatus* Linné y jouent un rôle réduit.

L'hyperlimnion apparaît, comme biotope, dans les fossés examinés sous la forme de bancs ou bandes de *Phragmites communis* Trinius, *Scirpus maritimus* Linné ou de *Typha* qui donnent abri à de nombreuses araignées, insectes et à quelques mollusques.

Comme, au cours des recherches, je me suis surtout consacré à l'examen de la faune du benthal, je ne donnerai que quelques indications sur la faune de l'hyperlimnion. La densité des tiges des plantes y constitue un abri contre le vent; il en résulte à cet endroit un calme amenant une forte humidité atmosphérique, de sorte que lors des jours chauds, il règne dans ce biotope une atmosphère de serre (A. Willer 1944). H. Caspers (1949) cite, pour un banc de roseaux situé le long de la rive de l'île de Krautsand, de nombreux Collemboles, des Hétéroptères, des Homoptères, des Hyménoptères, des Coléoptères, des Diptères, deux Lépidoptères et de nombreuses Araignées. Il indique aussi que l'hyperlimnion influencé par les marées se distingue fortement de l'hyperlimnion de Müggelsee examiné par H. Korthals-Liersch (1948).

Lors des marées de syzygie et des marées accompagnées de tempête, les animaux sont obligés de fuir l'eau. Ils grimpent alors sur les tiges des plantes ou se réfugient sur les parties supérieures de la rive. Quelques-uns, tels que les Araignées et les Collemboles, se laissent souvent porter par le flot vers la rive. Peu d'entre eux sont capables de supporter une véritable inondation. Les Hétéroptères hydrophiles, à part les *Nepidæ* et les *Naucoridæ*, habitants de l'hyperlimnion, y trouvent des conditions de vie optima et une nourriture abondante.

J'ai trouvé, habitant à la surface de l'eau ou de la vase mise à sec, les Collemboles, les Araignées et les Hétéroptères indiqués dans la liste des espèces. Les Coléoptères qui y sont renseignés se tiennent sur les tiges des plantes ou dans les débris rejetés par le flot.

e) Classification biocénotique des fossés examinés.

La classification biocénotique des fossés observés constitue une partie fort importante de ce travail. Un groupement et une explication des faits étaient au préalable nécessaires et firent l'objet des chapitres précédents. Il me reste maintenant à utiliser le matériel ainsi rassemblé de façon à constituer des communautés animales au moyen des listes d'espèces établies pour chaque fossé, et à constituer des types de fossés correspondant à chacun de ces groupements. Certains types se dégagèrent de prime abord; pour d'autres il fallut en outre procéder à une comparaison entre les densités de peuplement des différents fossés. Quant aux cas où à la seule différence était celle des densités, la répartition en types fut rendue très difficile du fait que le petit nombre de cas rassemblés empêchait le calcul statistique vérifiant la loi des grands nombres et ne permettait pas de tirer des conclusions absolument sûres. D'autre part, la densité subit de telles variations à l'intérieur d'un même fossé, qu'il est difficile de trouver, pour la

comparaison de différents fossés entre eux, des endroits équivalents. En voici deux exemples :

1. La figure 19 (p. 34) représente un profil du fossé B 7 d. La répartition des Tubificides, qui constituent la plus grande partie de la population de la vase, y est indiquée aux différents endroits où une prise d'échantillon a eu lieu.

2. La figure 20 (p. 34) représente un profil analogue du fossé A 16 m.

Les résultats de mes recherches m'ont incliné à adopter la classification suivante des types zonaux :

1. Type de la zone oligohaline.
2. Type A de la zone mésohaline.
3. Type B de la zone mésohaline.
4. Type des eaux stagnantes de la zone mésohaline.
5. Type de la zone polyhaline.
6. Type d'étang d'eau douce.
7. Type de slikkes de la zone d'eau douce.
8. Type des fossés de la zone à eau douce.

Ces huit types comportent les caractères ci-dessous énumérés :

1. Type de la zone oligohaline. — Je fais entrer dans ce premier groupe, qui présente, d'autre part, un caractère de grande unité, la plupart des fossés de la zone oligohaline qui tous sont situés dans les régions de Freiburg et de Glückstadt ayant une chlorinité moyenne atteignant 3 ‰ Cl'. Les espèces d'eau douce très sensibles au sel ne peuvent plus vivre dans les conditions offertes par cette région, tandis que les espèces halophiles des eaux saumâtres y trouvent une chlorinité trop faible pour pouvoir y dominer. La densité de peuplement y est, pour cette raison, beaucoup plus faible que pour d'autres types. *Crangon crangon* LINNÉ y est représenté pour la première fois lorsqu'on descend l'Elbe.

Le tableau suivant indique clairement les caractères communs aux fossés de ce groupe. Les densités y sont données pour le 1/10 m²; « t » signifie « trouvé » et « — » indique » « non trouvé ».

	Freiburg A 9 o	Freiburg A 10 o	Stör G 21 o	Stör A 23 o	Glückstadt A 24 o
	—	—	—	—	—
Tubificides	100	50	1.000	500	250
Chironomides (larves)	5	5	—	—	—
Lymnæa peregra MÜLLER	t	t	t	t	t
Assiminea grayana (LEACH) FLEMING .	t	t	t	t	t
Crangon crangon LINNÉ	t	t	t	t	t

Pour être à même de tirer des conclusions plus sûres, il faudrait procéder à la détermination de grandes séries de Tubificides, de façon à pouvoir établir des pourcentages des différentes espèces.

L'examen des conditions régnant dans la zone mésohaline m'a incité à la diviser en deux : zone mésohaline A, dont la chlorinité peut atteindre 7 ‰ Cl′ à l'embouchure de l'Oste, et zone mésohaline B, dont la chlorinité atteint 16 ‰ Cl′ à Cuxhaven.

2. Type de la zone mésohaline. — Ce groupe, composé de fossés du type physiographique A, situés entre Krummdeich et l'embouchure de l'Oste, comprend deux nouvelles espèces habitant les eaux saumâtres : *Corophium volutator* Pallas et *Nereis diversicolor* Müller. Le nombre de Tubificides y a augmenté (voir fig. 29). Ils constituent toujours la plus grande partie de la population de la vase. Cette augmentation peut s'expliquer par l'apparition d'espèces typiques des eaux saumâtres.

	Embouchure de l'Oste A 15 m	Balje A 16 m	Krummdeich A 25 m
	—	—	—
Tubificides	3.000	5.000	5.000
Corophium volutator (Pallas)	500	50	5
Nereis diversicolor O. F. Müller	75	5	—
Assiminea grayana (Leach) Fleming	t	t	t

3. Type de la zone mésohaline. — Ce groupe, dans lequel apparaît *Macoma balthica* Linné, comprend une population semblable mais correspondant au degré accru de chlorinité de cette zone. Les Tubificides et le *Corophium* y dominent. Le *Nereis* vient ensuite. L'importance relative du *Corophium* a changé. Il semble avoir trouvé ici les conditions de vie idéales. Ce fait me paraît avoir une grande signification, car le nombre de *Corophium* diminue à nouveau lorsque le degré de chlorinité augmente (voir fig. 21).

	Neufeld B 19 m	Belum F 17 m
	—	—
Corophium volutator (Pallas)	5.000	1.500
Tubificides	7.500	1.000
Nereis diversicolor O. F. Müller	100	50
Assiminea grayana (Leach) Fleming	t	t
Macoma balthica (Linné)	5	5

4. Type des eaux stagnantes de la zone mésohaline. — Quelques fossés de la zone mésohaline (type physiographique E) forment un groupe à part, car devant leur embouchure s'étend une barrière de sable qui a pu s'amonceler là grâce au banc de *Scirpus maritimus* Linné croissant le long de l'Elbe, barrière qui atténue l'influence des marées. La partie la plus proche de l'Elbe y est abondamment pourvue d'*Hydrophites* radicantes, dont l'activité assimilatrice provoque dans l'eau une sursaturation en oxygène cf. H. Kühl et H. Mann (1951) (contenu en oxygène : 180 à 200 % du degré de saturation en plein soleil). La chlorinité est, grâce à l'évaporation, augmentée d'un tiers par rapport au taux normal de l'Elbe à cet endroit. Les couches inférieures du fond vaseux

sont formées d'une boue noire et riche en sulfite de fer, recouverte d'une mince couche de vase grise. Cette circonstance explique la densité exceptionnellement faible du benthal.

	Belumer Schanze	Hadelner-Aussendeich (Belum)	
	E 11 m	E 12 m	E 13 m
	—	—	—
Corophium volutator (PALLAS)	—	—	5
Tubificides	—	—	—
Nereis diversicolor O. F. MÜLLER	—	—	—
Lymnæa ovata DRAPARNAUD	t	—	—
Assiminea grayana (LEACH) FLEMING	t	t	t
Carcinus mænas LINNÉ	t	t	t
Gobius microps KRÖYER	t	t	t
Gammarus locusta SEXTON	t	t	—
Neomysis vulgaris (LEACH)	t	t	—
Leander adspersus RATHKE	—	t	—

On voit, par cette liste, que la faune s'y compose presque exclusivement d'habitants du pélagial.

5. Type de la zone polyhaline. — Le caractère maritime s'accentue dans le fossé C 18 p, bien qu'il soit situé à la limite de la zone mésohaline. Ceci se manifeste par le fait que les *Polychætes* y dominent, par l'apparition massive de *Macoma balthica* (LINNÉ) et par la présence d'*Hydrobia ulvae* (PENN.) et de *Carcinus mænas* LINNÉ. La forte réduction du nombre de Tubificides et de *Corophium* par rapport au type précédent permet de conclure que la chlorinité atteint parfois ici un degré très élevé, ce qui s'explique par le fait que cette zone est située dans la partie Nord de l'estuaire de l'Elbe, fortement exposée aux marées accompagnées de tempête. La chlorinité moyenne dépasse ici 16 ‰ Cl′ (je n'ai pas effectué de mesures personnellement).

	Dicksanderkoog C 18 p
	—
Heteromastus sp.	12
Nereis diversicolor O. F. MÜLLER	750
Tubificides	250
Macoma balthica (LINNÉ)	125
Corophium volutator (PALLAS)	5
Hydrobia ulvæ (PENN.)	t
Assiminea grayana (LEACH) FLEMING	t
Carcinus mænas LINNÉ	t

J'ai établi un type d'après l'observation de cet unique fossé, que l'examen précédent de la faune de fossés identiques m'avait fait connaître.

6. Type d'étang d'eau douce. — Le fossé A 41 d, près de Fährmannssand, possède une biocénose toute particulière que je n'ai trouvée à un tel degré de perfection qu'à cet endroit. Elle rappelle la faune ripale des étangs et des

lacs qui est riche en plantes et en débris végétaux. J'ai dû, dans ce cas aussi, me baser sur des analogies avec des eaux que j'avais déjà observées auparavant.

Fährmannssand (A 41 d)

—

Tubificides.
Viviparus viviparus LINNÉ.
Viviparus fasciatus MÜLLER (non typique).
Lymnæa stagnalis LINNÉ.
Lymnæa ovata DRAPARNAUD.
Physa fontinalis LINNÉ
Dreyssensia polymorpha PALLAS.
Asellus aquaticus LINNÉ.
Hæmopis sanguisuga LINNÉ.
Nepa rubra LINNÉ.
Fragments de coquilles d'*Anodonta* et d'*Unio*.

7. Type de slikke de la zone à eau douce. — J'ai trouvé une autre biocénose d'eau douce dans la vase d'un petit fossé (F 39 d) situé dans un banc de *Typha latifolia* LINNÉ, près de Lühe et dans les ports artificiels H 6 d et H 26 d. J'ai observé ici une association de Tubificides et de larves de Chironomides qui me rappelle la biocénose du benthal des lacs eutrophes. Dans le fossé F 39 d, la boue était très molle, d'une profondeur d'environ 50 cm et extraordinairement riche en végétaux provenant d'un banc de *Typha*. Les mollusques faisaient complètement défaut.

	Lühe F 39 d	Barnkrug H 6 d	Allwörden H 26 d	Neuenschleuse E 40 d
	—	—	—	—
Tubificides	60.000	1.350	26.250	5.000-7.000
Chironomides (larves) ...	300	Quelques-unes	—	250

8. Type de fossé de la zone à eau douce. — J'aimerais citer une fois encore un certain nombre de fossés des types physiographiques A et B qui forment une unité biocénotique. Ils sont tous situés dans la zone à eau douce et possèdent une faune semblable à celle du type de slikke (n° 7) décrite ci-dessus, en ce sens que les Tubificides et les Chironomides y dominent également. Elle s'en différencie par son grand nombre de mollusques.

	A 8 d	A 27 d	B 28 d	B 33 d	B 34 d	A 35 d
	—	—	—	—	—	—
Tubificides	1.000-60.000	1.000-12.500	10.000	500-17.000	2.500-7.500	5.000-10.000
Chironomides	5	—	5	120	—	—
Assiminea grayana (LEACH) FLEMING	t	t	—	—	—	—
Lymnæa truncatula MÜLLER	t	t	t	t	—	—
Lymnæa ovata DRAPARNAUD	t	—	t	t	t	t
Lymnæa peregra MÜLLER .	—	—	t	t	—	t
Lymnæa palustris MÜLLER	t	t	t	t	t	—

Cet exposé montre que la biocénose d'un fossé n'est influencée que faiblement par son type physiographique. Le peuplement dépend surtout de la chlorinité et est beaucoup moins influencé par le courant. Toutefois celui-ci se révèle

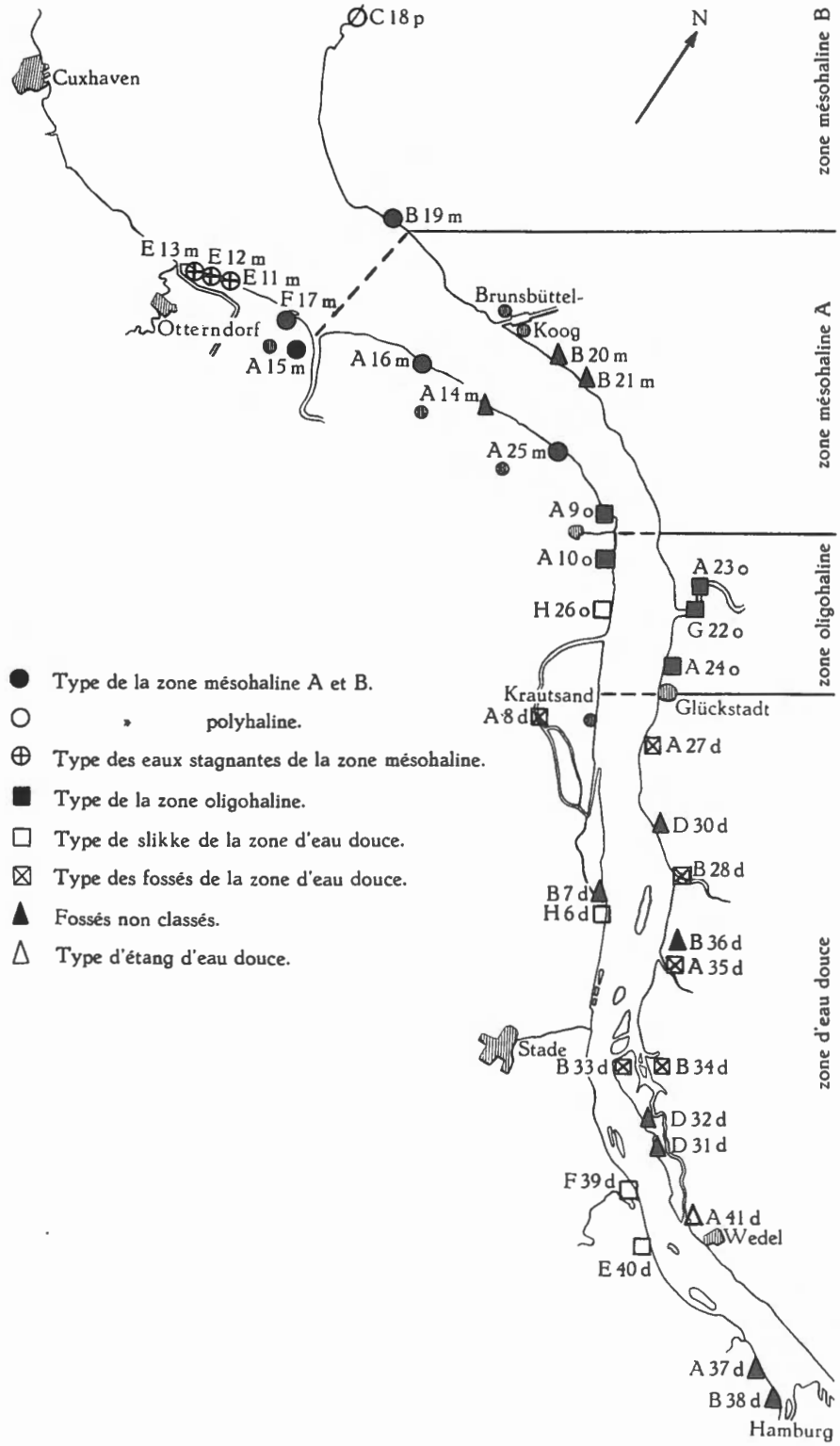


FIG. 26. — Répartition géographique des différents types de fossés.

souvent comme néfaste au peuplement du fond. Le contenu en oxygène et la répartition de la grosseur des grains du sédiment (qui tous deux diffèrent peu dans toute la région explorée) ne peuvent servir de critères à la différenciation des types. Il en est de même pour la période d'émersion.

Lorsqu'on examine la situation géographique des fossés établis comme types, on s'aperçoit que ces différents types forment des zones qui correspondent à peu près aux zones de salinité. C'est pour cette raison que je divise la région étudiée en zones dans chacune desquelles domine un certain type de fossé, et que j'appelle « type zonal » le type biocénotique caractéristique de chaque zone. De nombreux fossés de la zone oligohaline sont de types physiographiques différents, mais ils possèdent de telles analogies de composition qu'on peut considérer qu'ils représentent à eux tous le « type zonal » de la zone oligohaline. D'autre part, on peut parler de zone oligohaline typique du point de vue de sa biocénose quand on considère l'uniformité qui existe entre les fossés qui s'y trouvent. Dans le premier cas, on considère le fossé type de la zone, et dans le second cas on songe à l'ensemble de ces fossés qui forment une zone type. Il est clair qu'un type zonal biocénotique ne peut se dégager aussi distinctement pour la région à eau douce que pour les autres zones, car la densité de peuplement y dépend davantage de l'état du fond, de la végétation et d'autres conditions du milieu. De plus, les biocénoses de la vase des fossés de cette région se composant en général d'un nombre réduit de groupes d'animaux (uniquement des Tubificides et des larves de Chironomides) et la répartition des Tubificides en leurs différentes espèces n'étant pas encore faite, seules les densités de peuplement peuvent être retenues comme critères.

Les fossés examinés sont indiqués sur la carte de l'Elbe (fig. 26) ci-dessus. Un symbole a été choisi pour chaque type zonal de fossé. Les fossés qui n'ont pu être rangés sous un des types que j'ai constitués ont également reçu un signe particulier. Cette figure donne ainsi un aperçu clair des fossés examinés et de leur classification.

VI. — DESCRIPTION DU FOSSÉ A 8 d A KRAUTSAND COMME EXEMPLE DE RÉPARTITION DE SA FAUNE.

Le fossé A 8 d est situé parallèlement à la chaussée Dornbusch-Krautsand. Il a environ 2 km de long, est rectiligne et s'étend dans la direction Nord-Est à partir de son embouchure dans la Wischhafener Süderelbe, située en face du village de Dornbusch (voir fig. 27). Il s'élargit régulièrement, pour finir en forme d'entonnoir à son embouchure. Au cours des premiers 750 m en direction de l'amont, l'élément dominant de la végétation est *Scirpus maritimus* Linné;

ensuite vient une étroite ceinture de roseaux, qui est remplacée dans la partie située la plus en amont par des *Typha angustifolia* Linné. Elle est bordée par des prairies.

Les trois régions examinées sont éloignées de 500 m l'une de l'autre, la première se situant à 500 m de l'embouchure. La végétation de chacune d'elles est décrite ci-dessous. L'ordre d'énumération indique la fréquence suivant laquelle les espèces se suivent.

1re région examinée : *Scirpus maritimus* Linné; *Glyceria maxima* Hartmann, *Typha angustifolia* Linné et *Phragmites communis* Trinius (très peu).

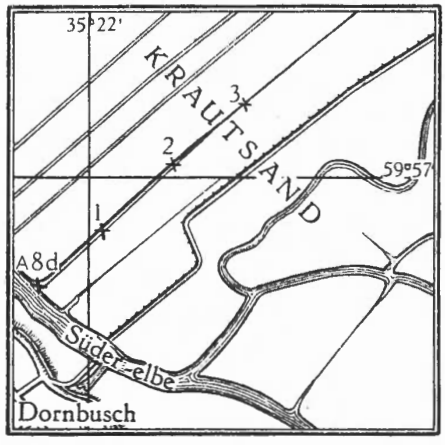


Fig. 27. — Situation géographique du fossé A 8 d sur l'île de Krautsand.

2e région examinée : *Glyceria maxima* Hartmann, *Phalaris arundinacea* Linné, *Typha latifolia* Linné, *Phragmites communis* Trinius et *Scirpus maritimus* Linné.

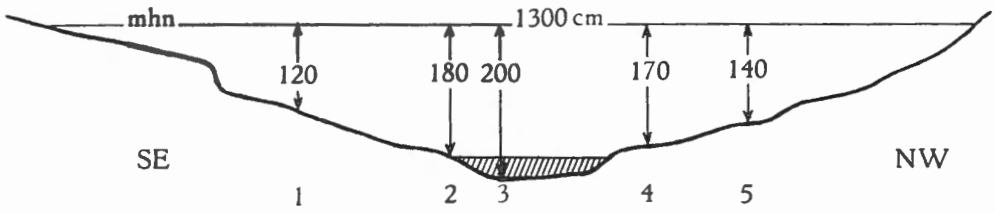
3e région examinée : *Typha angustifolia* Linné, *Phragmites communis* Trinius, *Glyceria maxima* Hartmann et (dans l'eau) *Vaucheria* et *Enteromorpha intestinalis* Gréville.

Le fond vaseux est très mou et profond à l'embouchure, mais gagne ensuite en fermeté. Dans la 3e région examinée, il est dur et argileux, de sorte qu'on n'y enfonce plus. Ceci entraîne d'ailleurs une réduction du peuplement du fond.

Le contenu en oxygène était, dans la 2e région, le 15 août à 17 h, à marée haute, de 6,8 mg/l par 20,5° C, ce qui constitue 74,7 % de saturation. A 12 h, à marée basse, il était de 7,5 mg/l par 17,2° C, ce qui constitue 78,1 % de saturation. Bien que les eaux saumâtres puissent pénétrer dans le fossé pendant une brève période lors des marées de syzygie et des tempêtes, la faune y présente un caractère mixte d'eau douce et d'eau saumâtre, sauf dans la partie en amont, où elle possède un caractère typique d'eau douce.

Première région. — A 500 m de l'embouchure, le fossé a ici 13 m de large et une profondeur maximum de 2 m. La vase est très molle sur les bords, dure et argileuse au milieu. Les rives sont disposées en terrasse.

Les larves de Chironomides font complètement défaut. *Eriocheir sinensis* H.M.E. s'y trouve en nombre réduit, sans que ses trous de galerie se remarquent le long de la rive. Le pélagial est habité par *Gobius microps* (Kröyer), *Leander longirostris* (H.M.E.) et *Neomysis vulgaris* (Leach). La densité des Tubificides est indiquée sur la figure 28.



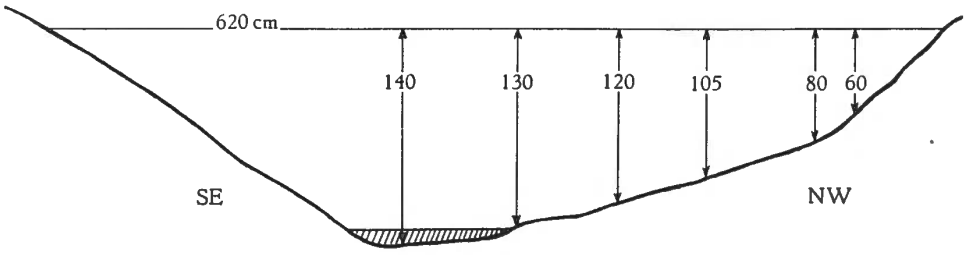
Nombre de Tubificides par 1/10 m²	8865	0	154	3947	11580
Etat de la vase	très molle	argileuse		très molle	
Profondeur en dessous de la marée haute normale.	120	180	200	170	140 cm
Températures dans la vase, mesurées à 3 cm de profdr.	20,5°	18,5°	21,5° (eau)	23,0°	20,0°

Fig. 28. — Profil du fossé A 8 d, première région, montrant la répartition des animaux en rapport avec l'état et la température de la vase et la profondeur au-dessous de la mhn (le 19 août 1950) (voir photo Pl. III, 3).

Liste des espèces trouvées :

Lymnæa ovata Draparnaud; *Lymnæa truncatula* Müller; *Assiminea grayana* (Leach) Fleming; *Eriocheir sinensis*, H.M.E.; *Leander longirostris* (H.M.E.); *Neomysis vulgaris* Leach; *Gobius microps* Kröyer : *Anguilla anguilla* Linné. Larves de *Tipula* spec. et de *Gnophomya* spec.

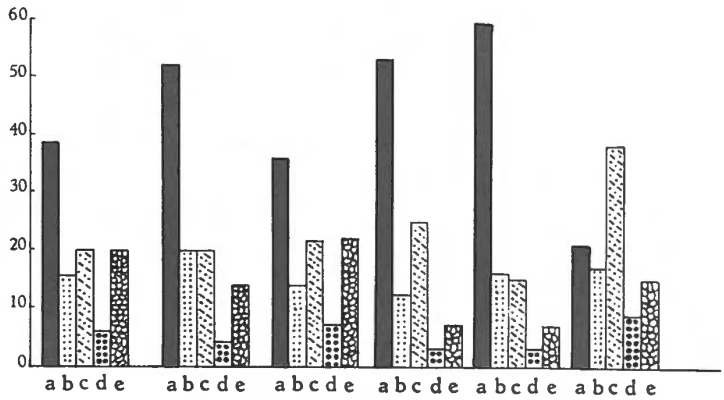
Deuxième région. — La largeur du fossé est ici de 7 m, la profondeur maximum de 1,4 m. Les rives sont inclinées en pente douce. Les trous des galeries des *Eriocheir sinensis* H.M.E. sont devenus plus nombreux. On y trouve aussi des mégalopes d'*Eriocheir*. La vase est peuplée de Tubificides, dont la densité est indiquée sur la figure 29, ainsi que de larves de Tipuliformes et de Chironomides. A la surface de l'eau, j'ai pu observer un grand nombre de Collemboles qu'on ne rencontrait pas encore dans la région n° 1. Voir en annexe les photos planche I, 1,2.



	1	2	3	4	5	6
Nombre de Tubificides par 1/10 m²	167	3299	1176	18093	57290	35
Larves de Chironomides par 1/10 m²	0	5	0	0	0	0
Pisidies par 1/10 m²	5	0	0	0	0	9
Périodes de mise à sec exprimées en heures et minutes	0 h 0'	3 h 15'	4 h 35'	4 h 55'	6 h 45'	7 h 10'
Etat de la vase	solide	granulée	très molle	molle	solide	solide	argileuse
Profondeur en cm en dessous de la marée haute normale	140	130	120	105	80	60
Températures dans la vase, mesurées à 3 cm de profondeur	20,5°	22,7°	24,5°	25,7°	27,2°	28,0°

Répartition de la grosseur des grains dans la vase

a < 0,02 mm
b = 0,02 à 0,05 mm
c = 0,05 à 0,1 mm
d = 0,1 à 0,2 mm
e > 0,2 mm



Poids perdu par combustion						
b	8,07 %	19,78 %	20,84 %	non fait	12,23 %	13,47 %
c	7,69 %	10,86 %°	11,58 %		10,27 %	25,16 %
d	13,76 %	12,10 %	14,42 %		15,64 %	15,00 %
e	12,13 %	13,79 %	14,97 %		15,14 %	15,53 %

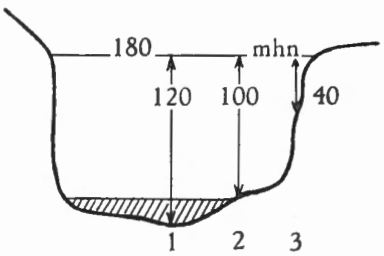
FIG. 29. — Profil du fossé A 8 d, deuxième région, montrant la répartition des animaux en rapport avec les périodes d'émersion, la température et la répartition de la grosseur des grains dans la vase; de même que la profondeur au-dessous de la mhn (le 15 août 1950) (voir photo Pl. I, 1, 2).

Liste des espèces trouvées :

Lymnæa ovata Draparnaud; *Lymnæa palustris* Müller; *Lymnæa truncatula* Müller; *Assiminea grayana* (Leach) Fleming; *Pisidium pulchellum* Jenyns; *Pisidium supinum* A. Schmidt.

Succinea putris Linné; *Succinea pfeifferi* Rossm.; *Zonitoides nitidus* Müller; *Carychium minimum* Müller.

Leander longirostris (H.M.E.); *Neomysis vulgaris* (Leach); *Eriocheir sinensis* H.M.E. (et mégalopes); *Bibio* spec., larves de *Tipula* spec., *Erioptera* spec., *Gnophopya* spec. et *Ormosia* spec.



Tubificides par 1/10 m²	176	0	0	
Lombricides.	–	t	t	
Larves de Chironomides.	4	0	0	
Etat de la vase	solide		dure avec racines.	
Profondeur en dessous de la marée haute normale.	120	100	40	cm

Fig. 30. — Profil du fossé A 8 d, troisième région, montrant la répartition des animaux en rapport avec l'état de la vase et la profondeur au-dessous de la mhn (le 18 août 1950) (voir photo Pl. I, 3, 4).

Podura aquatica Linné, *Sminthurides aquaticus* Bourlet, *Isotoma viridis* Schött, *Proistoma schötti* Dalla Torre, *Isotomurus palustris* Müller, *Gobius microps* Kröyer.

Troisième région. — Le fossé a encore, à cet endroit, 1,80 m de large et 1,20 m de profondeur. La végétation y est dominée par *Typha angustifolia*, qui croît parfois aussi au milieu du fossé. Le fond argileux est couvert par endroits de *Vaucheria* spec. J'ai aussi trouvé quelques *Enteromorpha*. Le long des rives, qui tombent à pic et dont le sol argileux est encombré de racines, on voit quantité de trous de galeries d'*Eriocheir*. A marée basse, il n'y a dans le pélagial aucun *Neomysis*, *Gobius* ni *Leander*, alors qu'ils habitent, même à marée basse, le pélagial des deux autres endroits. Mais on y trouve par contre un plus grand nombre d'insectes, parmi lesquels, notamment, le cocon contenant la chenille de *Nymphula* (*Hydrocampus*) *nympheata* Linné, les larves de *Sialis*, un *Curcu-*

lionide vivant sur le *Rumex*, des Hétéroptères aquatiques et des *Collemboles*. Sur les tiges des plantes ripuaires et sur la vase se rencontrent *Assiminea grayana* (Leach) Fleming et *Lymnæa truncatula* Müller.

Les larves de Chironomides et les Tubificides sont très rares. Leur densité est indiquée sur la figure 30.

Voir aussi les photos planches 1, 3, 4.

Liste des espèces trouvées :

Lymnæa ovata Draparnaud; *Lymnæa palustris* Müller; *Lymnæa truncatula* Müller; *Assiminea grayana* (Leach) Fleming; *Succinea putris* Linné; *Succinea pfeifferi* Rossm.; *Zonitoides nitidus* Müller; *Eriocheir sinensis* H.M.E.

Gerris lacustris Linné, *Phytonomus rumicis* Linné, Larves de *Sialis lutaria* Linné, cocon et chenille de *Nymphula (Hydrocampus) nympheata* Linné, *Podura aquatica* Linné, *Sminthurides aquaticus* Bourlet et *Isotoma viridis* Schött.

VII. — COMPARAISON ENTRE LA DENSITÉ DE LA POPULATION DES FOSSÉS ET CELLE DES SLIKKES DE L'ELBE.

Ce chapitre a pour objet de comparer les résultats de mes travaux avec ceux de H. Caspers (1948), qui a fait, depuis 1946, des recherches très étendues dans la région de l'Elbe. Ses chiffres correspondent, en ce qui concerne la zone à eau douce, à ceux de A. Meschkat (1937), qui a exploré les slikkes situés entre les môles de Blankenese. Afin de pouvoir comparer ces résultats entre eux, il a fallu que je calcule les miens au mètre carré, unité choisie par H. Caspers. Pour la région à eau douce :

Slikke près d'Hetlingen

	Au m²
Tubificides	55.000
Larves de Chironomides	27.000
Pisidies	4.500

Fossé près de Dorbusch (A 8 d)

		Au m²
Tubificides	max.	600.000
Larves de Chironomides		3.000
Pisidies		100
Tubificides	moy.	100.000

Les Crustacés qui apparaissent dans la région à eau douce sont les mêmes dans les fossés et les slikkes.

Pour la région à eaux saumâtres :

Slikke à l'embouchure de l'Oste

	Au m²
Corophium	6.500
Tubificides	500
Polychètes	25

Fossé à l'embouchure de l'Oste près de Belum (F 17 m)

		Au m²
Corophium		35.000
Tubificides		10.000
	max.	175.000
Polychètes		1.500
Macoma		100

Ainsi que le montrent les chiffres ci-dessus, le nombre des individus diminue fortement dans les slikkes. Les éléments marins apparaissent aussi en grand nombre dans les fossés. Le gastéropode *Assiminea grayana* (Leach) Fleming semble avoir trouvé ici les conditions de vie idéales, car on en compte jusqu'à 2.500 par mètre carré. *Hydrobia, Pygospio* et *Heteromastus,* trouvées par H. Caspers, ne l'ont pas été par moi.

Pour la région des eaux salées :

Slikkes près de Neuwerk	Au m²
Mollusques	1.025
Polychètes	19.000
Crabes	75

Fossé de Schorre près de Dicksanderkoog (C 18 p)	Au m²
Macoma (quelques *Hydrobia*)	1.500
Polychètes	8.000
Corophium	50
Tubificides	3.000

Cardium, Mytilus, Mya, Littorina et *Arenicola,* qui manquent dans les fossés, se trouvent cependant en grande quantité sur les slikkes devant le fossé.

S. Jaeckel senior (1938) indique l'existence du gastéropode *Assiminea grayana* (Leach) Fleming jusqu'à Groden, près de Cuxhaven. En 1949, H. Caspers l'a trouvé en grande quantité à Krautsand et, en 1950, je l'ai trouvé moi-même près de Barnkrug et « Am Herrenfeld », près de Glückstadt, c'est-à-dire à 9 km en amont de Krautsand. H. Dahl (1891) ne fait pas mention d'*Assiminea grayana* (Leach) Fleming.

On remarque d'ailleurs très clairement, par la comparaison de recherches récentes avec des travaux plus anciens, que certaines espèces, qui se rencontrent aujourd'hui en grande quantité dans la région de l'Elbe, ne sont pas mentionnées dans les premiers travaux, soit qu'elles aient été négligées, soit qu'elles n'y aient pénétré que plus tard, comme c'est le cas pour *Eriocheir sinensis,* H.M.E., pour *Leander longirostris* (H.M.E.) et pour *Sphæroma rugicauda* Leach. Pour cette dernière, F. Dahl (1891), sans l'avoir trouvée, indique cependant déjà en 1891 que la zone mésohaline de l'Elbe lui offre un habitat propice. D'autre part, *Gobius microps* Kröyer et *Assiminea grayana* (Leach) Fleming ne sont pas mentionnées dans sa liste des espèces. Pour d'autres espèces, la zone d'expansion a fortement changé, fait qui peut être dû à la modification de la chlorinité du fleuve par suite de la construction d'ouvrages dirigeant le courant, de môles et d'écluses.

Enfin, malgré des recherches approfondies, je n'ai pu trouver certaines espèces d'Amphipodes mentionnées par W. Schlienz (1924).

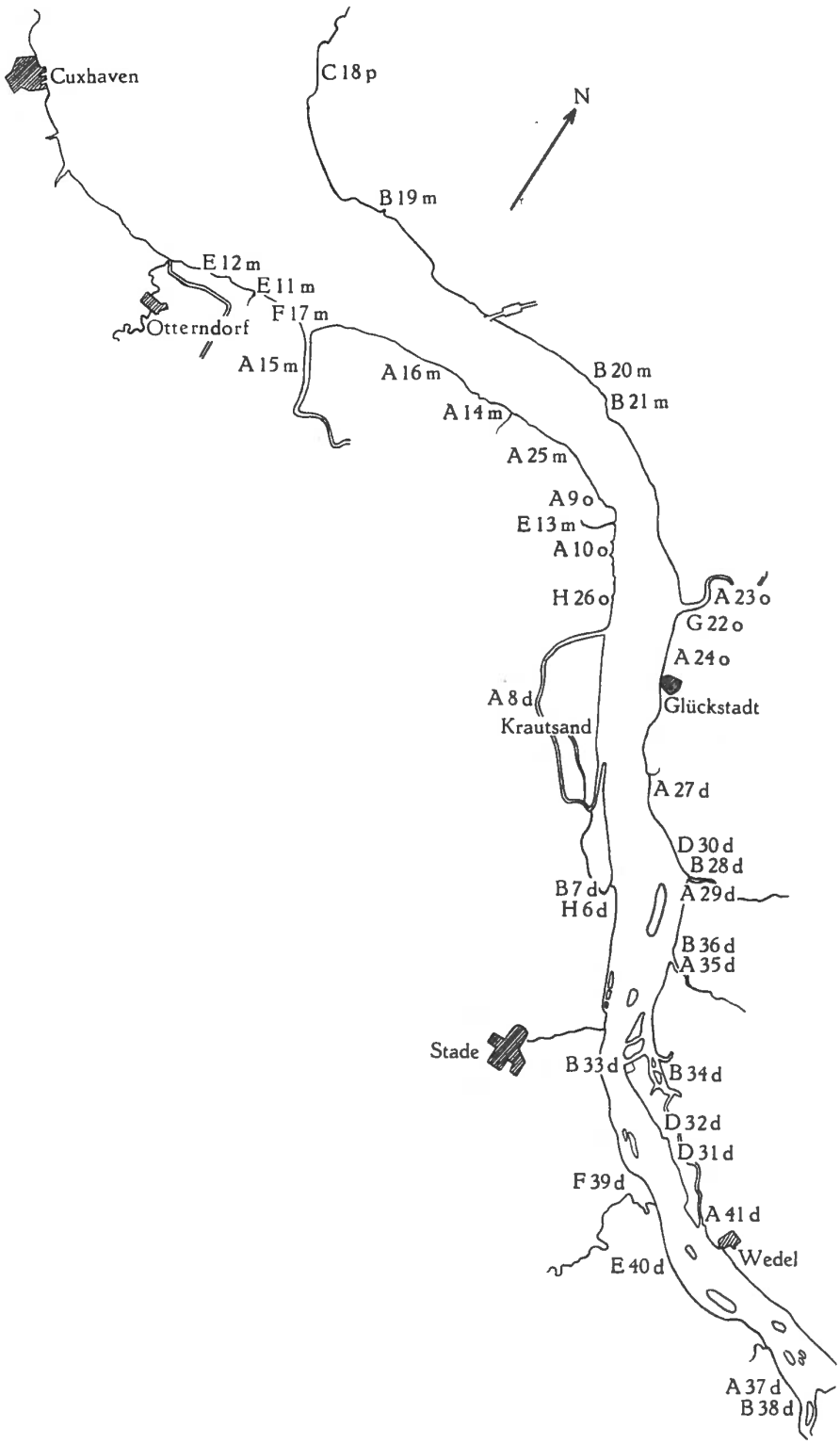


FIG. 31. — Carte de l'Elbe indiquant la situation géographique des stations observées.

VIII. — RÉSUMÉ.

1. La classification physiographique comprend huit types de fossés établis d'après les critères suivants : impression générale, destination du fossé, la situation des eaux aux points de vue niveau, courant et chlorinité (dans certains cas seulement). La situation géographique des fossés et leurs conditions biologiques n'ont pas été retenues ici.

2. Le fond, en général vaseux, est en plusieurs endroits mélangé de sable alluvionnaire, en fonction des conditions de courant. La vase des fossés observés ne présente que peu de différences en ce qui concerne la répartition de la grosseur des particules (voir fig. 1, 2, 3, 2*a*).

3. L'état des eaux dans les fossés dépend de leur niveau topographique et de l'état des eaux du fleuve principal. L'amplitude normale des marées est d'environ 2 m dans les fossés. J'ai déterminé et observé les périodes au cours desquelles la vase est mise à sec (voir fig. 7, 8).

4. Le contenu de l'eau en oxygène et son pH augmentent au fur et à mesure qu'on s'approche de la mer. La chlorinité moyenne, qui est d'environ 0,3 ‰ Cl' entre Hambourg et Glückstadt, augmente ensuite jusqu'à Cuxhaven, où elle atteint environ 16 ‰ Cl' (voir fig. 10, 11, 12, 13, 18).

5. Les débris flottants jouent un rôle secondaire dans les fossés, tandis que les glaçons sont à l'origine d'importants déplacements de vase et des rhizomes des plantes.

6. La transparence est fortement diminuée par suite de la grande quantité de matières en suspension dans l'eau.

7. Le climat est tempéré et présente un écart absolu de 40° C au cours de l'année. La hauteur des pluies mensuelles ne dépasse pas 150 mm.

8. Les températures du sol vaseux s'élèvent parfois beaucoup, mais peuvent aussi subir des chutes brusques lorsque le sol est à nouveau recouvert par l'eau (voir fig. 14, 15).

9. La végétation est dans l'ensemble, fort uniforme. Les Graminées, les Cypéracées et les Typhacées y dominent. En aval de l'Elbe, l'augmentation de la chlorinité permet cependant la croissance d'espèces halophiles.

10. 103 espèces d'animaux sont indiquées dans ma liste des espèces : 83 sont des animaux aquatiques ou des larves aquatiques d'insectes, 18 sont connues comme ripicoles et propres aux endroits humides, et 2 s'y trouvaient par hasard. La plupart des animaux ont les limites de leur habitat déterminées de façon précise par une chlorinité maximale ou minimale. Il existe aussi pour chaque espèce une région optimale où sa densité est particulièrement forte (fig. 18, p. 31; fig. 21, p. 38).

11. Les trois biotopes, benthal, pélagial et hyperlimnion, sont peuplés de façon bien différente. Le benthal montre, dans sa population, des variations de plus grande amplitude que les deux autres biotopes. Celles-ci sont conditionnées par la chlorinité de l'eau et par l'existence d'espèces plus ou moins sédentaires (voir fig. 22, 23, 24, 25).

12. La comparaison des listes des espèces pour les différents fossés m'a incliné à choisir 8 différents types biocénotiques qui correspondent aux zones hydrographiques, sauf en ce qui concerne la zone à eau douce où les types se différencient par leur composition quantitative plutôt que significative (fig. 26, p. 50).

13. La répartition des espèces et des individus, à l'intérieur d'un même fossé, présente d'intéressantes variations, en particulier en ce qui concerne la densité des Tubificides. Cette densité augmente à partir de l'embouchure, atteint un maximum et diminue à nouveau lorsqu'on continue à remonter le fossé. La composition de la faune des insectes subit aussi de grands changements conditionnés par la vitesse du courant (fig. 28, 29, 30; pp. 53, 54, 55).

14. La comparaison de la population des fossés, aux points de vue composition et densité, avec celle du fleuve et de ses slikkes permet de constater une densité plus forte dans les fossés, ce qui s'explique par les conditions de vie plus calmes qui y règnent et une diminution des espèces halophiles dans la composition de la faune des fossés par rapport au fleuve lui-même.

La comparaison entre des recherches anciennes et d'autres plus récentes permet de déceler la pénétration de nouvelles espèces dans l'Elbe et, pour d'autres espèces, une tendance à l'immigration plus en amont du fleuve.

Ce dernier fait s'explique peut-être par un changement dans le degré de chlorinité des eaux de l'Elbe.

BIBLIOGRAPHIE

ALSTERBERG, G. (1922), *Die respiratorischen Mechanismen der Tubificiden.* (Lunds Univ. Arsskr. N. F. Avd. 2/18, pp. 1-176.)

— (1924), *Die Sinnesphysiologie der Tubificiden.* (Ibidem, 220, pp. 1-79.)

BENTHEM JUTTING, T. VAN (1922), *Zoet- en Brakwatermollusken* (Flora en Fauna der Zuiderzee, DER HELDER, pp. 391-410).

— (1933), *Mollusca* (I). *Gastropoda, Prosobranchia et Pulmonata.* (« Fauna van Nederland ». Leiden, pp. 1-387.)

— (1943), *Mollusca* (I). *Lamellibranchia.* (Ibidem, pp. 1-477.)

BÖSENBERG, W. (1903), *Die Spinnen Deutschlands.* (Zoologica, Bd. 14, pp. 1-465.)

BOURCART, J., (1942), *La vase, milieu biologique* (C. R. Som. Soc. Biogéogr., nos 158-159, pp. 1-4.)

BOURCART, J. et C. FRANCIS-BŒUF (1942), *La vase.* (Act. Sc. et Industrielles, n° 927, pp. 1-67.)

CASPERS, H. (1948), *Œkologische Untersuchungen über die Wattentierwelt im Elbe-Æstuar.* (Verh. der d. Zool. Ges. in Kiel, 1948, pp. 350-359.)

— (1949 *a*), *Die tierische Lebensgemeinschaft in einem Röhricht der Unterelbe.* (Verh. d. Ver. f. Naturw. Heimstforschung zu Hamburg, Bd. 30, pp. 41-49.)

— (1949 *b*), *Epizoen auf Cordylophora in der Unterelbe.* (Zool. Jb. Abt. Syst., Bd. 78, H. 3, pp. 251-262.)

— (1951), *Bodengreiferuntersuchungen über die Tierwelt in der Fahrrinne der Unterelbe und im Vormündungsgebiet der Nordsee.* (Verh. d.d. Zool. Ges. in Wilhemshaven, 1951, pp. 404-418.)

CONRAD, W. (1941), *Recherches sur les eaux saumâtres des environs de Lilloo.* I. *Étude des milieux.* (Mém. Mus. roy. Hist. nat. Belg., n° 95, pp. 1-98.)

CZENSNY, R. (1943), *Untersuchungsverfahren zur chemischen Wasseranalyse.* (Schriftenreihe d. Reichsanst. f. Fischerei, n° 1, pp. 1-98.)

DAHL, F. (1891), *Untersuchungen über die Tierwelt der Unterelbe.* (6. Ber. d. Kom. z. wissensch. Unt. d.d. Meere, H. 3, pp. 151-185.)

DAHL, F. et M. (1927), *Spinnentiere* II, *Lycosidæ.* (Tierwelt Deutschlds. 5. Teil, pp. 1-80.)

DALES, PH. (1950), *Reproduction and development of Nereis diversicolor.* (Journ. of mar. biol. Assoc., XXIX/2, pp. 321-360.)

DUNBAR, W. R. (1921), *Versalzung und Verhärtung des Elbwassers.* (Gesundheits-Ingenieur n° 8, 14, 15, 16, pp. 81, 155, 165, 177.)

DUNCKER, G. et MOHR, E. (1928), *Teleostei Physioclisti 7-9.* (Tierwelt der Nord- und Ostsee. Lfg. 12, Teil 12, pp. 1-60.)

EHRMANN, F. (1933), *Mollusken.* (Brohmer, P. Tierwelt Mitteleuropas, II/1.)

GEYER, D. (1927), *Unsere Land- und Süsswassermollusken.* (Stuttgart, pp. 1-224.)

HANDSCHIN, E. (1929), *Urinsekten oder Apterygota.* (Dahl, F., Tierwelt Deutschland, Teil 16, pp. 1-107.)

HAVINGA, B. (1922), *Mariene Mollusken.* (Flora en Fauna der Zuidersee, Den Helder, pp. 373-390.)

HENKING, H. (1894), *Zur Kenntnis von Hydrobia ulvæ und deren Brutpflege.* (Ber. Naturf. Ges. Freiburg, vol. 8, pp. 89-110.)

HENNIG, W. (1950), *Die Larvenformen der Dipteren.* (Berlin, 2. Teil.)

JAECKEL, S. sen. (1938), *Ueber das Vorkommen von Assiminea grayana* Flem. *in Deutschland.* (Arch. f. Molluskenkde. 70, 2/3, pp. 135-136.)

JAEGERS, K., HASCHKE J. PAUL, M. (1951), *Ein Beitrag zur Frage der Abwässer Hamburgs auf das Selbstreinigungsvermögen der Elbe.* (Gesundheits-Ingenieur, 72. Jg., 19/20, pp. 325-332.)

JOHANSEN, A. C. (1918), *Randers Fjords Naturhistorie* (après Benthem Jutting, T. van, 1922.)

KALLE, K. (1935), *Meereskundlich-chemische Untersuchungen mit Hilfe des Zeiss-schen Pulfrich-Photometers.* II. *Mitt. Die Arbeitsweise.* (Ann. d. Hydrogr. Berlin, pp. 124-128.)

KÖTTER, F. (1951), *Die Pflanzengesellschaft im Tidegebiet der Niederelbe.* (Dissertation, Hamburg.)

KOLUMBE, E. (1931), *Ein Beitrag zur Kenntnis der Salzverhältnisse des Elbenmündungsgebietes von Cuxhaven.* (Archiv f. Hydrob., XXIII, pp. 381-390.)

KOPECKY, J. (1914), *Die Bodenuntersuchung zum Zwecke der Drainagearbeiten.* (Int. Mitt. Bodenkde, 4/199, et Prag, 1901.)

KORTHALS-LIERSCH, H. (1948), *Untersuchungen zur Biologie des Rohrgeleges.* (Dissertation Berlin, après Caspers, H., 1949*a*.)

KREUZER, R. (1940), *Limnologisch-ökologische Untersuchungen an holsteinischen Kleingewässern.* (Arch. f. Hydrobiol., Suppl. X, pp. 359-572.)

KÜHL, H. et MANN, H. (1951), *Ueber die periodischen Aenderungen im Chemismus von Seewasseraquarien.* (Verh. d. Zool. Ges., 1951, in Wilhemshaven, pp. 378-385.)

LINKE, O. (1939), *Die Biota des Jadebusenwattes.* (Helgol. Wiss. Meeresunt., I/3, pp. 201-348.)

LÜNEBURG, H. (1939), *Hydrochemische Untersuchungen in der Elbmündung mittels Elektrokolorimeter.* (Arch. d.d. Seewarte u.d. Marineobserv., 59/5, pp. 1-27.)

MANN, H. (1951), *Vergleichende Untersuchungen an einigen Muscheln des Watts.* (Veh. d. Zool. Ges., 1951, in Wilhemshaven, pp. 374-378.)

M.A.N.W.D. (1950), *Monatstabellen der meteorologischen Station en zweiter Ordnung.*

MANSHARD, E. (1948), *Verwendung von Elbschlick als Bodenverbesserungsmittel.* (Zs. f. Pflanzenernährung, XL, Bd. 85, H. 1, pp. 61-77.)

MAY, E. (1933), *Libellen oder Odonata.* (Dahl, F., Tierwelt Deutschlands, Bd. 27, p. 94.)

MESCHKAT, A. (1937), *Abwasserbiologische Untersuchungen in einem Buhnenfeld unterhalb Hamburgs.* (Archiv f. Hydrobiol., XXXI, pp. 399-432.)

MICHAELSEN, W. 1903, *Oligochæten, Hamburger Elbuntersuchung.* (Mitt. Mus. Hamb., 19, Bd. 2, pp. 169-210.)

— (1909), *Oligochæta.* (Brauer, A. Süsswasserfauna Deutschl., H. 13, pp. 1-66.)

— (1927), *Oligochæten.* (Tierw. d. Nord- und Ostsee, Lfg. 9, Teil 6, pp. 1-44.)

NIENBURG, W. et KOLUMBE, E. (1931), *Zur Œkologie der Flora des Wattenmeeres.* II. Teil. *Das Neufelder Watt im Elbmündungsgebiet.* (Wiss. Meeresunt. Kiel N .F., Bd. 21, H. 1, pp. 77-112, 2 pl.)

PLÖTZ, E. M. (1944), *Untersuchungen über den Insektenflug im Rohrgelege und über dem freien See.* (Dissertation, Berlin, après H. Caspers, 1949 *a*.)

REITTER, E. (1908), *Die Käfer des deutschen Reiches.* (Fauna Germanica, Stuttgart, 5 vol.)

REMANE, A. (1940), *Einführung in die zoologische Œkologie der Nord- und Ostsee.* (Tierwelt der Nord- und Ostsee, Teil I, pp. 1-238.)

ROY, H. (1937), *Untersuchungen der Detritusfauna im Abwassergebiet bei Hamburg.* (Archiv f. Hydrobiol., XXXII, pp. 115-161.)

SCHÄFER, W. (1941), *Assiminea und Bembideon. Fascies-Leitformen für Mhw-Ablagerungen der Nordseemarsch.* (Senckenbergiana, Bd. 23, 1/3, pp. 136-145.)

SCHLIENZ, W. (1923), *Verbreitung und Verbreitungsbedingungen der höheren Krebse im Mündungsgebiet der Elbe.* (Arch. f. Hydrobiol., XIV, pp. 429-452.)

SCHNAKENBECK, W. (1933), *Leander longirostris in der Unterelbe.* (Zool. Anz., 102, 5/6, pp. 129-135.)

— (1933), *Ueber Aussergewöhnliche Fänge.* (Der Fischmarkt, H. 1.)

SCHUCHT, FR. (1904), *Das Wasser und seine Sedimente im Flutgebiet der Elbe.* (H. d. kgl. preuss. Geol. Landesamtes, Bd. XXV, H. 3, pp. 430-465.)

TANTOW, F. 1936), *Das Vogelleben der Niederelbe.* (Hamburg, pp. 1-160.)

UDE, H. (1929), *Oligochæten.* (Dahl, « Tierwelt Deutschlands », Teil 15, pp. 1-132.)

WAGNER, F. v. (1906), *Zur Œkologie des Tubifex und Lumbriculus.* (Zool. Jb. Abt. Systematik usw., Bd. 23, pp. 295-320.)

WESENBERG-LUND, C. (1939), *Biologie der Süsswassertiere.* (Wien, pp. 1-817.)

— (1943), *Biologie der Süsswassertinsekten.* (Wien.)

W. U. S. DIR. HBG. (1950), *Monatliche Pegelbeobachtungsblätter des Pegeldienstes der W. u. S. Dir. Hbg.*

WILLER, A. (1944), *Untersuchungen über das Rohrgelege der Gewässer.* (Ztschr. f. Fischerei, 42, 1.)

WILLER, A. et WODDEM, L. L. (1943), *Untersuchungen über des Rohrgelege der Gewässer* (I). (Ibidem, 41, pp. 69-83.)

Non publié.

KÜHL, H. (1951), *Die Hydrographie der Unterelbe.* (Confer. Jan. 1951, à Hamburg.)

INSTITUT ROYAL DES SCIENCES NATURELLES DE BELGIQUE.

TABLE DES MATIÈRES

Pages.

INTRODUCTION 3

I. — Méthode de travail 5

II. — Région explorée 6

III. — Classification physiographique et situation géographique des fossés examinés 7

Type A 7
Type B 8
Type C 8
Type D 8
Type E 9
Type F 9
Type G 9
Type H 9

IV. — Facteurs abiotiques 10

a) Le fond 10
b) Régime des eaux 13
c) La chimie 16
Oxygène 16
pH 16
Calcium 17
Phosphate 17
Silicium 17
Nitrite 18
Ammoniaque 18
Magnésium 18
Chlorinité 18
d) Débris flottants et glaces 20
e) Transparence 20
f) Climat 20
g) Température en sol vaseux 21

Pages.

V. — Facteurs biotiques 23

a) Flore 23

b) Faune 25

c) Considérations autécologiques sur les espèces animales 31

d) Considérations synécologiques sur le peuplement des fossés 41

e) Classification biocénotique des fossés examinés 45

1. Type de la zone oligohaline 46
2. Type A de la zone mésohaline 47
3. Type B de la zone mésohaline 47
4. Type des eaux stagnantes de la zone mésohaline 47
5. Type de la zone polyhaline 48
6. Type d'étang d'eau douce 48
7. Type de slikke de la zone d'eau douce 49
8. Type de fossé de la zone d'eau douce 49

VI. — Description du fossé A8d à Krautsand comme exemple de répartition de sa faune 51

Première région 53

Deuxième région 53

Troisième région 55

VII. — Comparaison entre la densité de la population des fossés et des slikkes de l'Elbe 56

VIII. — Résumé 59

BIBLIOGRAPHIE 61

PLANCHES

1

2

Fig. 1, 2. — Fossé A8d (deuxième région) à Krautsand, à marée basse. Végétation ripuaire typique et fond vaseux avec les troux des galeries d' *Eriocheir sinensis* H.M.E.

3

4

Fig. 3, 4. — Fossé A8d (troisième région) à Krautsand à marée basse. Végétation de *Typha angustifolia* L., sol argileux (3) et, à l' arrière plan, ceinture de *Phragmites communis* TRIN. (4).

B. KONIETZKO. - Fossés latéraux de l' Elbe.

Phototypie A. Dohmen, Bruxelles

1

2

Fig. 1, 2. — Fossé F17m près de Belumerdeich ; il est situé au milieu d' une vaste étendue de *Scirpus maritimus* L. (?) qui fait place en amont à une végétation où domine *Phragmites communis* TRIN. (1).

3

4

Fig. 3, 4. — Fossé A16m près de Balje, à marée basse. Situé à 700m dans l' intérieur du pays, il est bordé d' un côté par des prairies, et de l' autre par une frange de *Phragmites communis* TRIN.

B. KONIETZKO. - Fossés latéraux de l' Elbe.

Phototypie A. Dohmen, Bruxelles

Fig 1. — Fossé B19m (conduisant au port de Neufeld) à marée descendante. A gauche, pente convexe avec une forte sédimentation de vase ; à droite, rive concave à pente abrupte.

Fig. 2. — Fossé A10o près de Freiburg. Vase et frange de *Phragmites communis* TRIN.

Fig. 3. — Fossé A8d à Krautsand (première région) à marée haute. A l' avant-plan, *Scirpus maritimus* L.

Fig. 4. — Fossé A10o prés de Freiburg, à marée basse. Bancs de vase et végétation de *Scirpus maritimus* L. (à droite) et de *Phragmites communis* TRIN. (à gauche).